

**Genetisch und modifikativ bedingte
Variabilität der Pyrrolizidinalkaloide
in *Senecio jacobaea* L.**

Von der Gemeinsamen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Technischen Universität Carolo- Wilhelmina
zu Braunschweig

zur Erlangung des Grades eines
Doktors der Naturwissenschaften
(Dr. rer. nat)

genehmigte
Dissertation

von Jens Hagen
aus Hamburg

1. Referent: Professor Dr. Thomas Hartmann
2. Referent: Professor Dr. Ludger Beerhues

eingereicht am: 14.02.2003

mündliche Prüfung (Disputation) am: 24.04.2003

2003
(Druckjahr)

Vorveröffentlichungen der Dissertation

Teilergebnisse aus dieser Arbeit wurden mit Genehmigung der Gemeinsamen Naturwissenschaftlichen Fakultät, vertreten durch den Mentor/ Betreuer der Arbeit, in folgenden Beiträgen vorab veröffentlicht:

Tagungsbeiträge:

J. Hagen, T. Hartmann (1999): Quantitative and qualitative variability of Pyrrolizidine alkaloids (PAs) in *Senecio jacobaea* L. International Society of Chemical ecology, 16th annual meeting, Marseille, France, November 13-17, 1999. J. Hagen, T. Hartmann (2000): Quantitative and qualitative variability of Pyrrolizidine alkaloid (PA) - production in *Senecio jacobaea* L. Jahrestagung der Deutschen Botanischen Gesellschaft und der Vereinigung für Angewandte Botanik, Jena, 17.-22. September 2000.

Danksagung

Prof. Dr. Thomas Hartmann danke ich dafür, daß er mir ein sehr interessantes Arbeitsfeld zur Verfügung stellte und stets für hilfreiche und kritische Diskussionen zur Verfügung stand.

An Dr. Ludger Witte, durch ein tragisches Unglück verstorben, denke ich mit Dankbarkeit an seine ständige Hilfsbereitschaft. Er führte die GC-MS- Messungen durch und war mir bei vielen kleineren und größeren Problemen eine sehr große Hilfe. Ohne seine Unterstützung wäre die vorliegende Arbeit nicht möglich gewesen. Claudine Theuring danke ich für die vielen Hinweise und Hilfen, die den Laboralltag sehr erleichterten. Loretta Heise danke ich für die Kultivierung und Pflege der in-vitro-Pflanzen.

Maren Kopp möchte ich für die Analysen der 1- jährigen Rosettenpflanzen im Rahmen ihrer Diplomarbeit danken sowie für die sehr konstruktive und angenehme Zusammenarbeit. Sie war mir bei der Ernte der Versuchspflanzen in Leiden eine unschätzbare Hilfe.

Auch bei Dr. Rainer Lindigkeit, Dr. Dietrich Ober und Dr. P. Bachmann möchte ich mich für ihre permanente Hilfsbereitschaft bedanken.

Burkard Bohne und Ina Martin danke ich für ihre Unterstützung im Arzneipflanzengarten und dafür, daß sie die unkontrollierte Ausbreitung von *S. jacobaea* im Garten mit Fassung trugen.

Ihnen und allen anderen Mitarbeitern am Institut für Pharmazeutische Biologie möchte ich für das sehr freundschaftliche und kollegiale Arbeitsklima danken.

Danken möchte ich auch Prof. Dr. Eddy van der Meijden und den Mitarbeitern seiner Arbeitsgruppe am Institute of Evolutionary and Ecological Sciences in Leiden für ihre Unterstützung bei der Durchführung der Freilandversuche und für die sehr freundliche Aufnahme in ihren Arbeitskreis. Besonders danken möchte ich Dr. Klaas Vrieling und Dr. Peter Klinkhammer für die Hilfe bei den statistischen Fragestellungen und für die interessanten Diskussionen sowie Karin van der Veen van Wijk für die Kultivierung und Hilfe bei der Anpflanzung der Pflanzen für den Freilandversuch.

Meinen Eltern danke ich für ihre uneingeschränkte Unterstützung. Ein großes Dankeschön geht an Barbara für die Durchsicht der Arbeit und für ihre unendliche Geduld und Stärke.

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
1.1	Vorkommen und Biosynthese der Pyrrolizidinalkaloide	1
1.2	Transport und Diversifizierung der PAs in der Pflanze	3
1.3	Funktion der PAs	7
1.4	Das Untersuchungsobjekt <i>Senecio jacobaea</i> L.	12
1.5	Zielsetzung der Arbeit.....	13
2	Material und Methoden.....	14
2.1	Kulturmedien	14
2.2	Pflanzenmaterial.....	15
2.2.1	Pflanzenmaterial für die Untersuchung der räumlichen Verteilung der PAs und der Variabilität der PAs während der Ontogenese	15
2.2.2	Pflanzenmaterial für die Populationsuntersuchungen	15
2.2.3	Pflanzenmaterial für die Vorversuche zur intraklonalen PA- Variabilität	15
2.2.4	Pflanzenmaterial für den Freilandversuch im Dünengebiet Meijndel, Niederlande	17
2.2.5	Pflanzenmaterial für den in-vitro-Kontrollversuch.....	18
2.3	Standorte	18
2.4	Probenvorbereitung und PA-Extraktion	21
2.4.1	Probenvorbereitung	21
2.4.2	Extraktion der PAs	21
2.5	Trennung und Identifizierung der PAs	23
2.5.1	Gaschromatographie (GC)	23
2.5.2	GC-MS	25
2.6	Statistik	26
2.6.1	Standardabweichung	26
2.6.2	Variationskoeffizient cv (relative Standardabweichung)	26
2.6.3	Box-Whiskers-Darstellung.....	27
2.6.4	Korrelationsanalyse	27
2.6.4.1	Korrelationskoeffizient r	27
2.6.4.2	Bestimmtheitsmaß r^2	28
2.6.4.3	Regressionskoeffizient b	28
2.6.5	α -Wert	28
2.6.6	t-Test.....	29
2.6.7	P-Wert.....	29
2.6.8	Einfache Varianzanalyse (Anova)	30
2.6.9	Heritabilität	31
3	Ergebnisse	34
3.1	Trennung und Quantifizierung der PAs von <i>Senecio jacobaea</i> L.	34
3.1.1	Optimierung des Extraktionsverfahrens	34
3.1.1.1	Auswahl des Extraktionsmittels	34
3.1.1.2	Bestimmung der notwendigen Anzahl von Resuspen- dierungen bei der Extraktion.....	36
3.1.1.3	Reproduzierbarkeit des Extraktionsverfahrens.....	37
3.1.2	Optimierung des gaschromatographischen PA- Nachweises	38
3.1.2.1	Probenaufgabe	39
3.1.2.2	Verwendung der Liner	41
3.1.2.3	Identifizierung der PAs von <i>S. jacobaea</i>	44
3.1.2.4	Reproduzierbarkeit des GC-Meßverfahrens.....	47
3.2	Räumliche Verteilung der PAs bei <i>S. jacobaea</i>	48

3.2.1	Wurzel.....	48
3.2.2	Sproßachse.....	50
3.2.3	Blütenorgane.....	50
3.2.4	Verschiedene Sprosse einer Pflanze	54
3.3	Variabilität der PAs während der Ontogenese.....	56
3.3.1	Veränderungen in Abhängigkeit vom Blattalter	56
3.3.2	Veränderungen während der Entwicklung der Blütenköpfchen.....	59
3.3.3	Veränderungen in Blütenköpfchen im Verlauf der gesamten Vegetationsperiode	63
3.4	PA-Schwankungen im Tagesverlauf.....	67
3.4.1	Tagesverlauf einer Pflanze	67
3.4.2	Vergleichender Tagesverlauf mehrerer Pflanzen.....	69
3.5	PA- Variabilität in natürlichen <i>S. jacobaea</i> - Populationen.....	73
3.5.1	Population in Hannover.....	73
3.5.2	Vergleich von Populationen im Dünengebiet Meijndel, Niederlande.....	75
3.6	Vorversuche zur intraklonalen Variabilität	79
3.6.1	PA-Variabilität in einer F1-Generation	79
3.6.2	Intraklonale PA-Variabilität.....	81
3.7	Variabilität bei <i>S. jacobaea</i> L. im Freilandversuch	84
3.7.1	Variabilität von <i>S. jacobaea</i> -Rosettenpflanzen und blühenden Pflanzen.....	84
3.7.1.1	Ausfallraten der Versuchspflanzen im Versuchszeitraum.....	84
3.7.1.2	Ontogenetische Unterschiede	85
3.7.1.3	Morphologie.....	85
3.7.1.4	Biomasse.....	88
3.7.1.5	PA-Konzentration	91
3.7.1.6	PA-Muster.....	94
3.7.2	Standorteinfluß.....	101
3.7.2.1	Morphologie.....	101
3.7.2.2	Biomasse.....	102
3.7.2.3	PA- Konzentration	105
3.7.2.4	PA-Muster.....	107
3.7.3	Kontrollversuch: Intraklonale Variabilität unter in-vitro-Bedingungen.....	109
3.7.3.1	Morphologie.....	109
3.7.3.2	Biomasse.....	110
3.7.3.3	PA-Konzentration	111
3.7.3.4	PA-Muster.....	112
3.7.4	Räumliche Verteilung der PAs	114
3.7.5	Biogenetische Zusammenhänge in der PA-Bildung.....	114
3.7.5.1	Zusammenhang von Biomasse mit dem PA- Gehalt und der PA-Konzentration	115
3.7.5.2	Zusammenhang der Gesamt-PA-Konzentration und der PA-Diversifizierung	116
3.7.5.3	Zusammenhänge zwischen einzelnen PAs	116
3.7.5.4	Bestimmung der Heritabilität (h^2) der PA-Konzentration.....	118
4	Diskussion	119
4.1	Organspezifische und gewebespezifische Unterschiede.....	119
4.2	Ontogenese	122
4.3	Tageszeitlicher Rhythmik	123
4.4	Standorteinfluß	124

4.5	Zusammenhang von Biomasse und PA-Konzentration	124
4.6	Zusammenhang von PA-Konzentration und PA-Diversifizierung.....	124
4.7	PA- Diversifizierung	125
4.8	Klonale Variabilität	132
4.9	Variabilität in <i>S. jacobaea</i> -Populationen	134
4.10	Die Ursachen der intraklonalen und interklonalen PA- Variabilität und der PA- Variabilität in Populationen.....	135
4.11	Ökologische Bedeutung der chemischen Variabilität.....	136
5	Zusammenfassung	139
6	Literatur	142
7	Anhang	150

Verzeichnis der Abkürzungen

Ac-	Acetyl-
b	Regressionskoeffizient
cv [%]	Variationskoeffizient, relative Standardabweichung
d	Tag
FG	Frischgewicht
<i>FG</i>	Freiheitsgrad
FID	Flammenionisationsdetektor
g	Gramm
GC	Gaschromatographie
h	Stunde
[M ⁺]	Molekülion
MG	Molekulargewicht
min	Minute
MS	Massenspektrometrie
P	P-Wert
PA	Pyrrolizidinalkaloid
PND	Phosphor- Stickstoff- Detektor
r	Korrelationskoeffizient
r ²	Bestimmtheitsmaß
RI	Retentionsindex
s	Standardabweichung
TG	Trockengewicht
rpm	Umdrehungen pro Minute
\bar{x}	Mittelwert

1 Einleitung

Pflanzliche Sekundärstoffe sind lange Zeit als Abfallprodukte oder nutzlose Zwischenprodukte des Stoffwechsels betrachtet worden (MOTHES 1955, HASLAM 1986, LUCKNER 1990). Erst seit den 70-er Jahren setzt sich die Einsicht immer mehr durch, daß Pflanzen in einer engen Wechselbeziehung mit ihrer Umwelt stehen und artenspezifische Sekundärstoffe dabei eine wesentliche Rolle spielen (KUTCHAN 2001), wie z.B. der Anlockung von bestäubenden Insekten durch Blütenfarben und Blütenduft, der Abwehr von Schädigungen durch Mikroorganismen und Herbivoren mittels Abwehrsubstanzen und der Konkurrenzvermeidung durch allelopathische Substanzen. Ein wesentliches Merkmal des pflanzlichen Sekundärstoffwechsels sind eine hohe chemische Diversität und intraspezifische Variabilität (HARBORNE UND TURNER 1984, RHODES 1994, BERENBAUM UND ZANGERL 1996, JARVIS UND MILLER 1996, HARTMANN 1996, HARTMANN UND DIERICH 1998). Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit den als Abwehrsubstanzen ökologisch bedeutsamen Pyrrolizidinalkaloiden von *Senecio jacobaea* L.

1.1 Vorkommen und Biosynthese der Pyrrolizidinalkaloide

Die Pyrrolizidinalkaloide (PAs) sind von ihrer Funktion und Biosynthese her typische Vertreter sekundärer Pflanzenstoffe. PAs bestehen generell aus einem basischen Teil (Necinbase), der mit einem Säureteil (Necinsäure) verestert ist, wodurch Monoester, offenkettige Diester oder zyklische Diester entstehen. Es können bei den PAs 5 verschiedene Grundtypen unterschieden werden (Abb. 1). Bisher sind über 370 Einzelstrukturen von mehr als 560 Pflanzenarten bekannt (HARTMANN UND WITTE 1995, HARTMANN 1999).

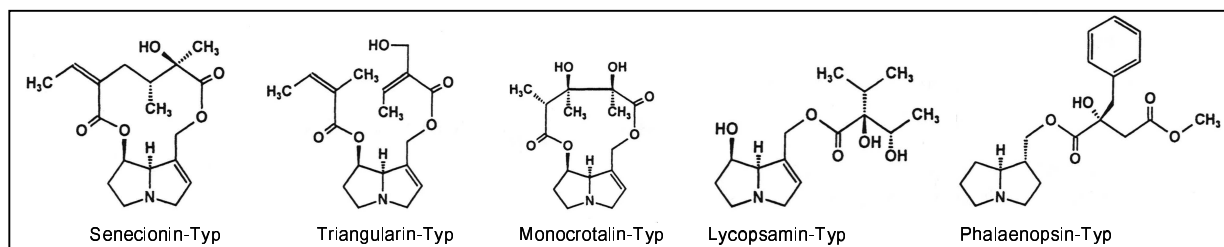


Abb. 1: Strukturen der 5 PA-Grundtypen, die insgesamt über 370 individuelle PAs umfassen

(nach HARTMANN UND WITTE 1995, HARTMANN 1999).

Die PAs des Senecionin-Typs gehören dabei zu den PAs mit der größten Diversität, alleine in dieser Gruppe konnten bislang mehr als 100 verschiedene Strukturen nachgewiesen werden (HARTMANN UND OBER 2000). Nur bei den Angiospermen werden PAs gebildet, sie sind in den Familien der Asteraceae, hier vor allem im Tribus Senecioneae, aber auch bei den Boraginaceae, Fabaceae und Orchidaceae sowie vereinzelt in weiteren Familien zu finden (HARTMANN UND WITTE 1995). Die Fähigkeit zur PA-Synthese ist somit auf verschiedene taxonomisch nicht verwandte Gruppen verteilt. Genetische Untersuchungen haben ergeben, daß sich die Fähigkeit zur PA-Biosynthese mehrmals unabhängig im Pflanzenreich entwickelt hat. Dabei ist das Schlüsselenzym der PA-Synthese, die Homospermidinsynthase (HSS, siehe Abb. 2), bei nicht verwandten Gruppen mehrmals unabhängig voneinander durch Duplikation des Primärstoffwechsel- Enzymes Deoxyhypusinsynthase (DHS) entstanden (OBER UND HARTMANN 1999). Die Grundstruktur der Necinbase stammt von Ornithin oder Arginin, wobei Ornithin ausschließlich über Arginin in die Synthese eingebaut wird (HARTMANN ET AL. 1988). Der Syntheseweg

(Abb. 2) geht weiter über Agmatin, N-Carbamoylputrescin, Putrescin und Spermidin zum Homospermidin (SPENSER 1985, HARTMANN ET AL. 1988, ROBINS 1989). Die HSS überträgt von einem Spermidin-Molekül eine Aminobutylgruppe auf ein Molekül

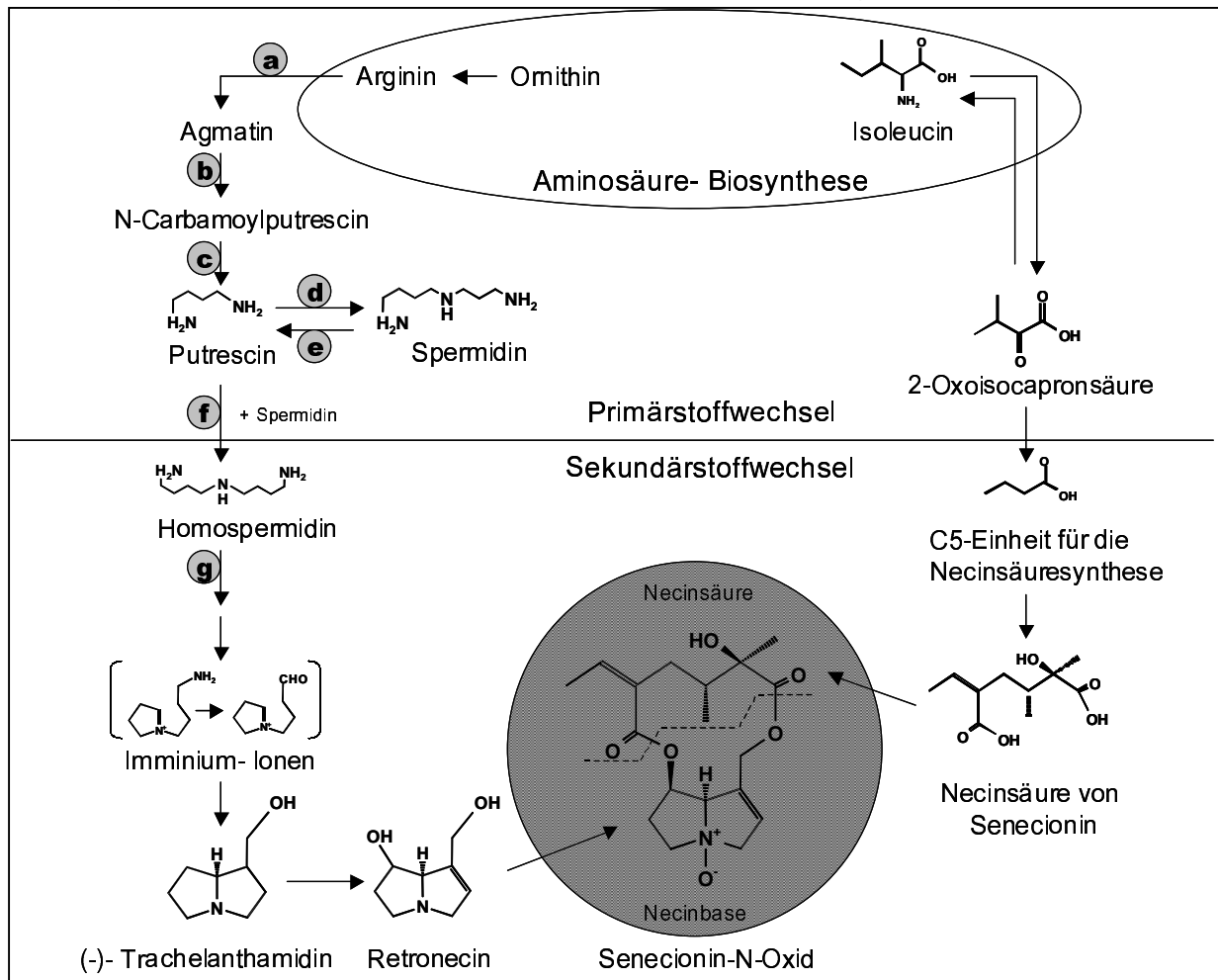


Abb. 2: Biosynthese der Pyrrolizidinalkaloide vom Senecionin- Typ.

Folgende Enzyme konnten bereits charakterisiert werden: a) Arginin- Decarboxylase, b) Agmatin-Iminohydrolase, c) N-Carbamoylputrescin- Aminohydrolase, d) Spermidin-Synthase, e) Polyamin-Oxidase, f) Homospermidin-Synthase, g) Polyamin- Oxidase (nach HARTMANN UND OBER 2000).

Putrescin (BÖTTCHER ET AL. 1993, OBER ET AL. 2000). Homospermidin fließt ausschließlich in die PA-Synthese ein und stellt so das erste Zwischenprodukt in dem PA-spezifischen Stoffwechselweg dar (KHAN UND ROBINS 1985). Es unterliegt keinem oxidativen Abbau, im Gegensatz zu Putrescin und Spermidin (BÖTTCHER ET AL. 1993). Die HSS hat damit eine zentrale Stellung in der PA-Synthese: sie vermittelt zwischen dem Primär-und Sekundärstoffwechsel. Aus dem Homospermidin geht durch die Zyklisierung der Imminium-Ionen-Zwischenstufe das (-)-Trachelanthamidin hervor, das die spezifische Vorstufe des Retronecins darstellt. Retronecin bildet bei den Senecionin-Alkaloiden den Necinbase-Teil. Die Necinsäure des Senecionin-N-Oxides stammt aus dem Isoleucin (CAHILL ET AL. 1980, CROUT ET AL. 1966), das über die 2-Oxoisocaproonsäure in den Necinsäureteil des Senecionins übergeht (STERLING ET AL. 1997). Das Retronecin wird mit der Necinsäure zu Senecionin-N-Oxid verestert (STERLING ET AL. 1997). Senecionin-N-Oxid ist bei *Senecio* das erste Produkt der PA-Synthese (HARTMANN UND TOPPEL 1987, HARTMANN ET AL. 1989). Da Senecionin immer als N-Oxid gebildet wird (HARTMANN UND TOPPEL 1987, HARTMANN ET AL. 1988, SANDER UND HARTMANN 1989, BÖTTCHER ET AL 1993), findet zudem noch vor oder nach der Veresterung die N-Oxidierung statt.

Die HSS konnte aus Wurzelkulturen verschiedener *Senecio*-Arten isoliert werden (BÖTTCHER ET AL 1993). In vielen Arten der Gattung *Senecio* werden die PAs ausschließlich in den Wurzeln synthetisiert (HARTMANN UND TOPPEL 1987, HARTMANN ET AL. 1989), die Diversifizierung in die verschiedenen PAs, die das für die einzelnen Pflanzen charakteristische PA-Muster bilden, erfolgt hingegen in den oberirdischen Pflanzenteilen (HARTMANN UND DIERICH 1998). An *S. erucifolius* wurde herausgefunden, daß die höchste Senecionin-N-Oxid-Konzentration in den Wurzelspitzen vorlag. Dieses ist ein Hinweis auf den Ort der PA-Biosynthese in diesen Bereichen. Zudem besteht eine enge Korrelation zwischen Wachstum (bzw. Proteinbiosynthese) und der Senecionin-N-Oxid Biosynthese, was mit der engen Kopplung der PA-Biosynthese und der Polyaminbiosynthese begründet wird (HARTMANN ET AL. 1988) und die PA-Synthese in diesen Wurzelbereichen mit hoher Wachstumsaktivität erklären kann. Die PAs sind bei *Senecio* konstitutiv vorhanden. Bei *S. jacobaea* konnte die PA-Synthese nicht durch Verletzung der Pflanzen induziert werden (VAN DAM ET AL. 1993).

Erst kürzlich konnte an *S. vernalis* gezeigt werden, daß die HSS in bestimmten Zellen im Endodermisbereich der Wurzel lokalisiert ist und somit vermutlich den Ort der PA-Biosynthese innerhalb der Wurzel darstellen (MOLL ET AL. 2002). Diese Zellen liegen in unmittelbarer Nähe des Phloems, so daß die Beladung des Phloems mit dem in den Synthesezellen gebildeten Senecionin-N-Oxid wahrscheinlich schon in diesem Bereich der Wurzel stattfindet. Weder Homospermidin noch die PAs zeigen einen signifikanten Umsatz oder Abbau in *Senecio*-Wurzelkulturen und intakten *Senecio*-Pflanzen, mit der Ausnahme der langsamen Umwandlungen von Senecionin-N-Oxid in die verschiedenen PAs der individuellen PA-Muster (SANDER UND HARTMANN 1989, BÖTTCHER ET AL. 1994, HARTMANN UND DIERICH 1998).

1.2 Transport und Diversifizierung der PAs in der Pflanze

Die meisten Untersuchungen zum Transport und zur Verteilung der PAs in der Pflanze wurden an *S. vulgaris*, *S. vernalis* und *S. erucifolius* durchgeführt. Die PAs treten in 2 Formen auf, dem tertiären PA und dem PA-N-Oxid (Abb. 7). Das primäre Produkt der PA-Synthese ist das Senecionin-N-Oxid. Es stellt auch die Transportform der PAs von der Wurzel in den Sproß dar (HARTMANN ET AL. 1989). Die tertiären PAs scheinen als Artefakte während der Extraktion pflanzlichen Materials zu entstehen (HARTMANN UND ZIMMER 1986, HARTMANN UND TOPPEL 1987). Zugefüttertes tertiäres [¹⁴C]-Senecionin wird von PA-produzierenden Pflanzenarten schnell zu dem polaren, salzartigen Senecionin-N-Oxid oxidiert (HARTMANN ET AL. 1989).

Das Senecionin-N-Oxid wird über das Phloem in den Sproß und spezifisch in die Zielgewebe transportiert (HARTMANN ET AL. 1989), wobei die PA-N-Oxide in einem carriergebundenen Prozess von Zellen aufgenommen und in den Vakuolen gespeichert werden (VON BORSTEL UND HARTMANN 1986, EHMKE ET AL. 1987, EHMKE ET AL. 1988). Die PAs werden in den Vakuolen als N-Oxid gespeichert. Durch Fütterung von Vakuolen mit tertiären PAs konnte gezeigt werden, daß die tertiären PAs den selben Carrier wie die entsprechenden N-Oxide verwenden. Der Transport der tertiären PAs in die Vakuolen ist dabei jedoch erheblich langsamer als der der N-Oxide, die tertiären PAs werden außerdem leicht wieder von den Vakuolen abgegeben (EHMKE ET AL 1988). Pflanzen, die keine PAs produzieren, können keine PAs über das Phloem transportieren (HARTMANN ET AL. 1989) und auch nicht in die Vakuole verlagern (EHMKE ET AL. 1987, EHMKE ET AL 1988), was ebenfalls für einen

spezifischen PA-Transport spricht. Für den PA-Transport über das Phloem bei *Senecio* spricht zudem, daß die Aphide *Myzus persica*, die Phloemsaft aus *S. vulgaris* saugt, in ihrem Honigtau Senecionin und Senecionin-N-Oxid hat (MOLYNEUX ET AL. 1990).

Die PAs unterliegen keinem signifikanten Abbau (HARTMANN UND TOPPEL 1987, HARTMANN ET AL. 1988, SANDER UND HARTMANN 1989, HARTMANN UND DIERICH 1998), sondern werden vom Senecionin-N-Oxid ausgehend in die artspezifischen PAs umgewandelt (SANDER UND HARTMANN 1989, BÖTTCHER ET AL. 1993, HARTMANN UND DIERICH 1998). Die transformierten PAs können zwischen verschiedenen Geweben verlagert werden, sie werden zum Teil auch wieder zurück in die Wurzel transportiert (HARTMANN UND DIERICH 1998). Die Diversifizierung der PAs findet zum größten Teil oder ausschließlich im Sproß statt (HARTMANN UND DIERICH 1998). Aber auch in den Wurzeln können zum geringeren Anteil artspezifische Transformationen stattfinden, wobei die Diversifizierung in den Wurzeln immer räumlich und zeitlich getrennt ist von der Senecionin-N-Oxid-Biosynthese (TOPPEL ET AL. 1987, SANDER UND HARTMANN 1989, HARTMANN 1994). Zwischen den verschiedenen Pflanzenorganen bestehen große Unterschiede bezüglich des PA- Gehaltes. So können Blütenköpfchen von *S. vulgaris* bis zu 80% der gesamten PAs einer Pflanze enthalten, wobei die Konzentrationen 10 bis 30-fach höher sein können als in den vegetativen Organen (HARTMANN UND ZIMMER 1986).

Das Senecionin-N-Oxid wird in Pflanzen der *Senecio*-Arten in eine Vielzahl strukturell unterschiedlicher PAs diversifiziert. Die von *S. jacobaea* gebildeten PAs sind in Abb. 3 zusammengestellt. Durch radioaktive Fütterung verschiedener *Senecio*-Arten (*S. vernalis*, *S. vulgaris*, *S. inaequidens*, *S. jacobaea* und *S. erucifolius*) mit [¹⁴C]Senecionin-N-Oxid konnten bislang eine Reihe von Transformationen, direkt oder über Zwischenstufen, aus Senecionin-N-Oxid belegt werden (Tab. 1) (HARTMANN UND DIERICH 1998). Die Transformationen aus Senecionin-N-Oxid sind ein extrem langsamer Prozess, der z.B. bei Fütterungsversuchen mit [¹⁴C]Senecionin-N-Oxid über 14 Tage nach der Fütterung von *S. vulgaris*- Pflanzen andauerte. Bei allen durchgeführten Fütterungsversuchen wurden nur die PAs erhalten, die bei den Arten auch natürlich vorkommen (HARTMANN UND DIERICH 1998). Bei den einzelnen Reaktionen handelt es sich um Epoxidierungen, O-Acetylierungen, Hydroxylierungen, Dehydrierungen und um die Otonecin-Bildung. Eine, zwei oder seltener drei dieser Reaktionen können hintereinander zum Transformationsprodukt erfolgen. Da die Transformationen positionsspezifisch und stereoselektiv sind, ist davon auszugehen, daß sie enzymatisch katalysiert sind (HARTMANN UND DIERICH 1998). Die Positionen des Senecionin-N-Oxides, an denen die verschiedenen Transformationsreaktionen ansetzen, sind in Abb. 4 graphisch dargestellt. Das Vorhandensein genetisch kontrollierter Transformationsprozesse unter Beteiligung spezifischer Enzyme kann auch deshalb angenommen werden, weil sich die verschiedenen *Senecio*-Arten in ihren PA-Muster charakteristisch unterscheiden.

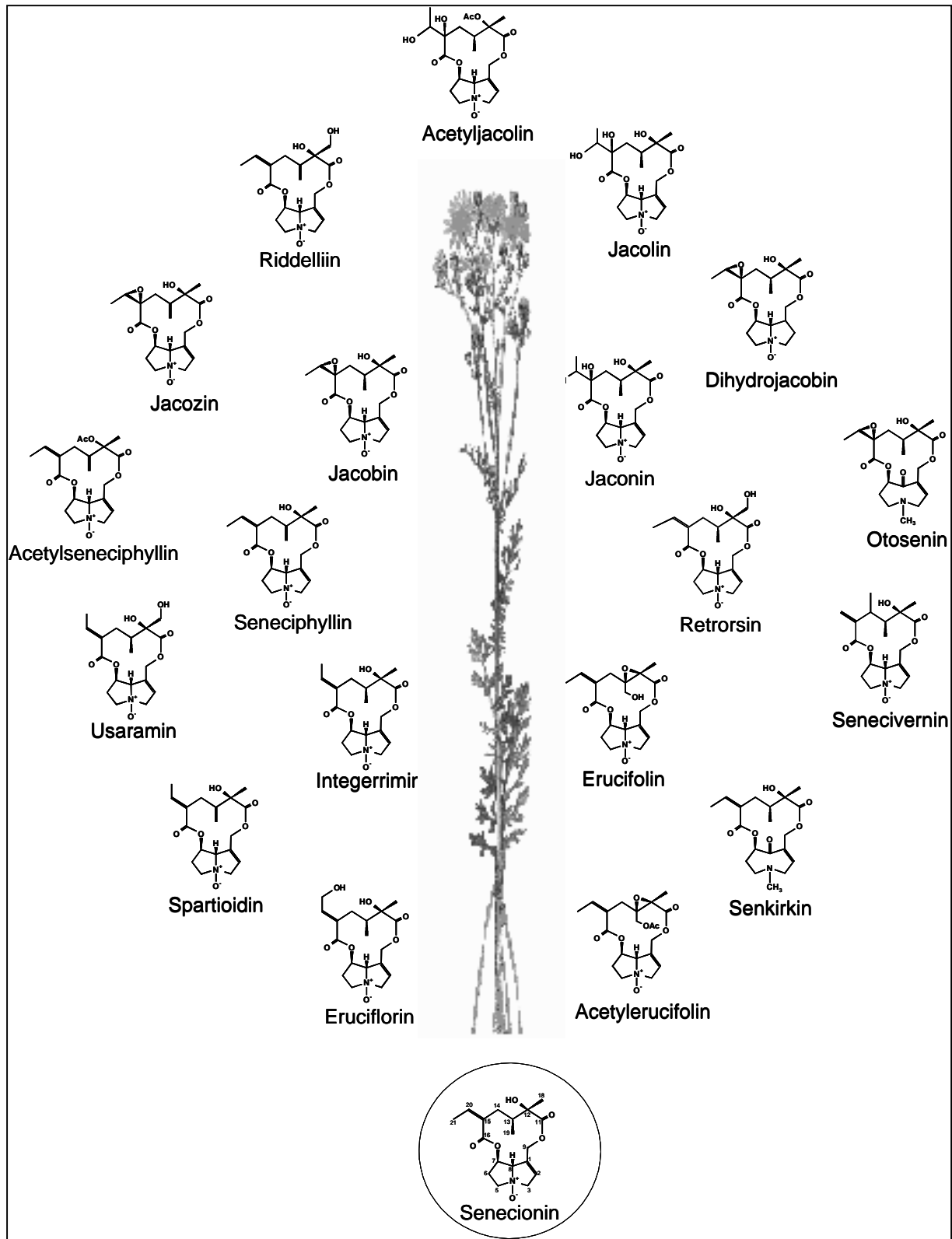


Abb. 3: Alkaloidmuster der in *Senecio jacobaea* L. nachweisbaren PAs.

Die verschiedenen PAs entstehen durch die Biotransformation des in der Wurzel gebildeten Senecionin-N-Oxides.

Art	mit [^{14}C]-Senecionin-N-Oxid gefüttertes Organ	gebildete radioaktive PAs	nachgewiesene Transformationen
<i>S. vulgaris</i>	Fütterung der intakten Pflanzen über die Wurzel	Seneciphyllin, Retrorsin	18-Hydroxylierung 13, 19-Dehydrierung
<i>S. vernalis</i>	abgetrennter Sprosse	Senkirkin, Seneciphyllin, Retrorsin	18-Hydroxylierung Otonecinbildung
<i>S. inaequidens</i>	abgetrennter Blätter, Sproßachsen und Blüten	Retrorsin, Oosenin, Florosenin (=12-O-Acetylderivat von Oosenin)	18-Hydroxylierung 15, 20-Epoxidierung 12-O-Acetylierung 13, 19-Dehydrierung Otonecinbildung
<i>S. jacobaea</i> (Jacobintyp)	abgetrennte Sprosse	Jacobin, Jacozin, Seneciphyllin	21-Hydroxylierung 15, 20-Epoxidierung 13, 19-Dehydrierung
<i>S. jacobaea</i> (Erucifolintyp)	abgetrennte Sprosse	Erucifolin, Ac-Erucifolin, Seneciphyllin, Ac-Seneciphyllin, Retrorsin	19-Hydroxylierung 12,13-Epoxidierung 19-O-Acetylierung 13, 19-Dehydrierung
<i>S. erucifolius</i>	abgetrennte Sprosse	Erucifolin, Eruciflorin, Ac-Seneciphyllin, Seneciphyllin, Ac-Erucifolin	19-Hydroxylierung 21-Hydroxylierung 12,13-Epoxidierung 19-O-Acetylierung

Tab. 1: Zusammenstellung der bisher nachgewiesenen Transformationen aus [^{14}C]-Senecionin-N-Oxid (nach HARTMANN UND DIERICH 1998).

Alle gebildeten PAs lagen als N-Oxid vor, außer die Otonecinalkaloide, die aus strukturellen Gründen nicht N-oxidiert sein können. Die Strukturen der PAs sind in Abb. 3 und im Anhang in Abb. 101 (Faltblatt der letzten Seite) dargestellt.

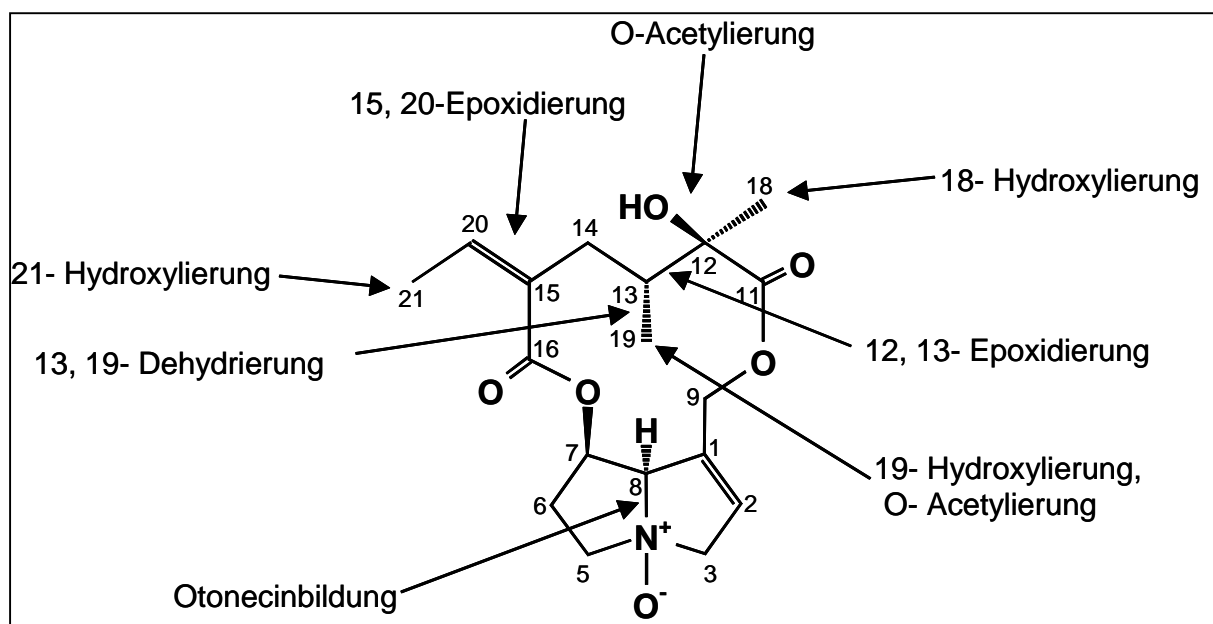


Abb. 4: Zusammenstellung der bisher nachgewiesenen chemischen Diversifizierungen von Senecionin-N-Oxid.

Die Ergebnisse sind aus den Untersuchungen an 5 *Senecio*-Arten (siehe Tab. 1) zusammengetragen (HARTMANN 1999).

1.3 Funktion der PAs

PA-haltige Pflanzen sind eine weitverbreitete Ursache für zum Teil tödliche Vergiftungen von Weidevieh (CHEEKE 1989). PAs sind Gifte, die vor allem die Leber angreifen. Typische Symptome einer PA-Vergiftung sind Zellvergrößerungen in der Leber (Megalocytose), vermehrte Bindegewebsbildung (Leberfibrose), Lebervergrößerung (Hyperplasie) und Ödeme. Die Folgen der verursachten Leberfunktionsstörungen sind z.B. Ammoniakvergiftungen und Zerstörungen des zentralen Nervensystems bis hin zum Tod (CHEEKE 1989).

Auch Menschen können durch PA-haltige Pflanzen gefährdet sein (MATTOCKS 1986). Vergiftungsgefahren bestehen hauptsächlich durch traditionelle Medizin mit PA-haltigen Pflanzen (STEENKAMP ET AL 2001), durch Verunreinigung von Getreide mit PA-haltigen Pflanzenteilen (STEGELMEIER ET AL. 1999) oder durch Kontamination tierischer Produkte wie z.B. Honig (DEINZER ET AL. 1977) und Milch (CHEEKE 1989). PAs können neben den schädigenden Effekten auf die Leber auch allgemein teratogen und karzinogen auf menschliche Zellen wirken (STEENKAMP ET AL. 2001). Die PAs stellen wirksame Abwehrstoffe gegenüber Herbivoren dar. Weil die toxische Wirkung der PAs bei Säugetieren aber erst lange nach der Aufnahme eintritt, stellen die PA-Gehalte der Pflanzen vermutlich keine evolutiv gegen Säugetiere ausgebildete Abwehrstrategie dar (HARTMANN UND WITTE 1995). Zudem meidet Weidevieh PA-haltige Pflanzen, solange genügend andere Futterpflanzen zur Verfügung stehen, wahrscheinlich wegen des abschreckenden bitteren Geschmackes (BOPPRÉ 1986) der PA-Pflanzen. Ökologisch gesehen muß ein erfolgreicher Abwehrstoff zudem nicht unbedingt zum Tode des potentiellen Herbivoren führen. Einen selektiven Vorteil erhält die Pflanze auch, wenn die Abwehrstoffe die Herbivoren lediglich vom Fraß abschrecken. Diese Strategie kann von weiterem Vorteil sein, weil sie nicht mit einem hohen Verlust von Biomasse verbunden ist (BERENBAUM UND ZANGERL 1996).

Die PAs wurden vermutlich evolutiv als effektive Abwehrsubstanzen gegen Insekten entwickelt. Auch auf die Insekten wirken PAs abschreckend (BOPPRÉ 1986). Es gibt mittlerweile eine Reihe direkter Hinweise auf die Abwehrfunktion gegenüber Insekten (BENTLEY ET AL. 1984, DREYER ET AL. 1985, BOPPRÉ 1986, SCHNEIDER 1987, HARTMANN 1991, VRIELING ET AL. 1991, HARTMANN UND WITTE 1995). Die deutlichsten Hinweise kommen von spezialisierten Insekten, die sich im Laufe der Evolution an die PAs angepaßt haben und sich nun selbst mit im Körper gespeicherten PAs vor Fraßfeinden schützen (BOPPRÉ 1986, SCHNEIDER 1987, HARTMANN UND WITTE 1995). PAs sind aufgrund ihrer molekularen Beschaffenheit an sich noch nicht giftig. Die Giftwirkung erlangen sie erst im Körper der Konsumenten, wo sie durch Cytochrom-P450-Monooxygenasen in cytotoxische und genotoxische Pyrrole umgewandelt werden. Säugetiere und Insekten besitzen dieses Enzymsystem gleichermaßen. Die Pyrrole sind instabil und wirken stark alkylierend. Sie können sich daher an Proteine oder Nukleinsäuren kovalent binden und diese so inaktivieren. PAs sind aufgrund der durch die Pyrrole verursachten DNA-DNA Strangverbindungen und DNA-Protein Verknüpfungen cytotoxisch (HINCKS ET AL. 1991, FREI ET AL. 1992, KIM ET AL. 1999, STEGELMEIER ET AL. 1999, KOSOGOF ET AL. 2001). Die Folge können Änderungen in der Zellfunktion bis hin zur Krebsbildung und Zelltod sein (MATTOCKS 1986, WINTER UND SEGALL 1989).

Vermutlich haben die PAs eine cytotoxische Wirkung bei allen Organismen, die die Fähigkeit haben, die 1,2-ungesättigten PAs in die metabolisch aktiven Pyrrole umzuwandeln (HARTMANN UND WITTE 1995). FREI ET AL. (1992) haben an *Drosophila*

melanogaster verschiedene tertiäre PAs auf ihre Genotoxizität getestet, mit ihrer Struktur in Zusammenhang gebracht und die Ergebnisse dieser Untersuchung mit Toxizitätsuntersuchungen an Säugetieren (MATTOCKS 1972, CULVENOR ET AL. 1976) verglichen. FREI ET AL. nehmen dabei an, daß in den Leberzellen der Säugetiere und in *Drosophila* die gleichen Prozesse der Bioaktivierung durch körpereigene Cytochrom-P450-Monooxygenasen stattfinden. In dem verwendeten Testsystem (*Drosophila* wing spot test) wurden PAs oral an *Drosophila*-Larven verfüttert und genotoxische Effekte an Zellen der Flügelprimordien untersucht. Die wichtigsten strukturellen Voraussetzungen für die toxische Wirkung der PAs sind in Abb. 5 dargestellt. Die Ergebnisse von FREI ET AL., WINTER UND SEGALL sowie STEGELMEIER ET AL. sind zusammengefasst folgende:

- a) die 1-2-Doppelbindung ist eine Voraussetzung für die Bioaktivierung zu den reaktiven pyrrolischen Dehydropyrrolizidinalkaloiden („Pyrrolen“) durch die Cytochrom-P450-Monooxygenasen.
- b) die größte Toxizität haben die makrocyclischen Diester. Die C7- und C9-Esterbindungen sind die Bereiche, mit denen sich die PA-Metaboliten als bifunktionale Elektrophile mit nukleophilen Molekülen verbinden. Nachgewiesen werden konnten u.a. DNA-Interkalierung, DNA – Protein-Verbindungen und Protein-Protein-Verbindungen dieser Pyrrole.
- c) Methylierung am N durch die Otonecinbildung erhöht die Toxizität erheblich, denn das Otonecin Senkirkine erwies sich im Testsystem als doppelt so giftig wie Senecionin. Otonecine werden bei Säugetieren nach Demethylierung ebenfalls zu den reaktiven Pyrrolen umgewandelt, ein ähnlicher Prozess wird für *Drosophila* angenommen.
- d) Hydroxylierungen am Necinsäureteil senken die Toxizität, wobei die Toxizität mit der Anzahl der Hydroxylierungen sinkt: Retrorsin hat insgesamt 2 Hydroxylgruppen im Necinteil und ist 5-fach weniger giftig als Senecionin, Jacolin hat 3 Hydroxylgruppen im Necinteil und ist noch weniger giftig als Retrorsin. Als Ursache für die geringere Toxizität der hydroxylierten PAs wird eine bessere Wasserlöslichkeit oder eine verbesserte Enzymbindung und erleichterte Exkretion angenommen. Für Säugetiere wurde nachgewiesen, daß die Hepatoxizität der PAs mit steigender Wasserlöslichkeit sinkt.
- e) Eine Dehydrierung am C13 scheint hingegen die Toxizität nicht zu beeinflussen, denn Seneciphyllin erwies sich im Testsystem als genauso giftig wie Senecionin.

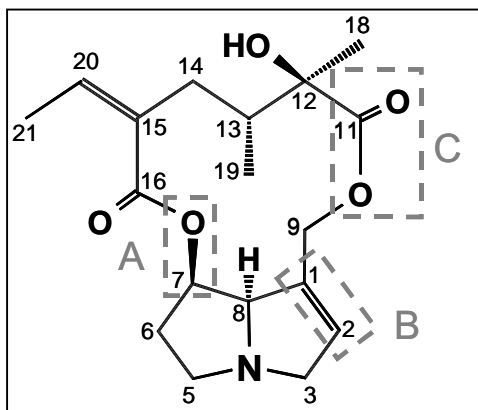


Abb. 5. Wichtige strukturelle Voraussetzungen der PAs für Genotoxizität bei *Drosophila* und Hepatoxizität bei Säugetieren.

Die markierten Bereiche sind zugleich die strukturellen Anforderungen der Senecionin-N-Oxygenase (SNO), die im Körper einiger angepaßter Insekten die aufgenommenen PAs entgiftet. A) eine freie oder veresterte Hydroxylgruppe am C7, B) 1-2 Doppelbindung, C) Veresterung der Allyl-Hydroxyl-Gruppe am C9 (nach WINTER UND SEGALL 1989, FREI ET AL. 1992, HARTMANN ET AL. 1999, STEGELMEIER ET AL. 1999).

Es gibt für Tiere verschiedene Möglichkeiten, aufgenommene PAs zu entgiften bzw. auszuschcheiden. Bei einigen Tierarten (z.B. Schafe und Meerschweinchen) können tertiäre PAs durch flavinhaltige Monooxygenasen (*FMO*) oxidiert werden und dann als lösliche PAs ausgeschieden werden (MIRANDA ET AL. 1991). Bei einigen Insektenarten konnte eine Senecionin-N-Oxygenase (*SNO*) nachgewiesen werden, mit der die Insekten tertiäres Senecionin in das Senecionin-N-Oxid umformen können (LINDIGKEIT ET AL. 1997). Eine weitere Möglichkeit ist die Glycolysierung in ein polares PA-Glycosid, das untoxisch ist und im Körper bestimmter Insekten gespeichert werden kann (HARTMANN ET AL. 1999). Die verschiedenen Möglichkeiten des PA-Metabolismus sind zusammenfassend in Abb. 6 dargestellt.

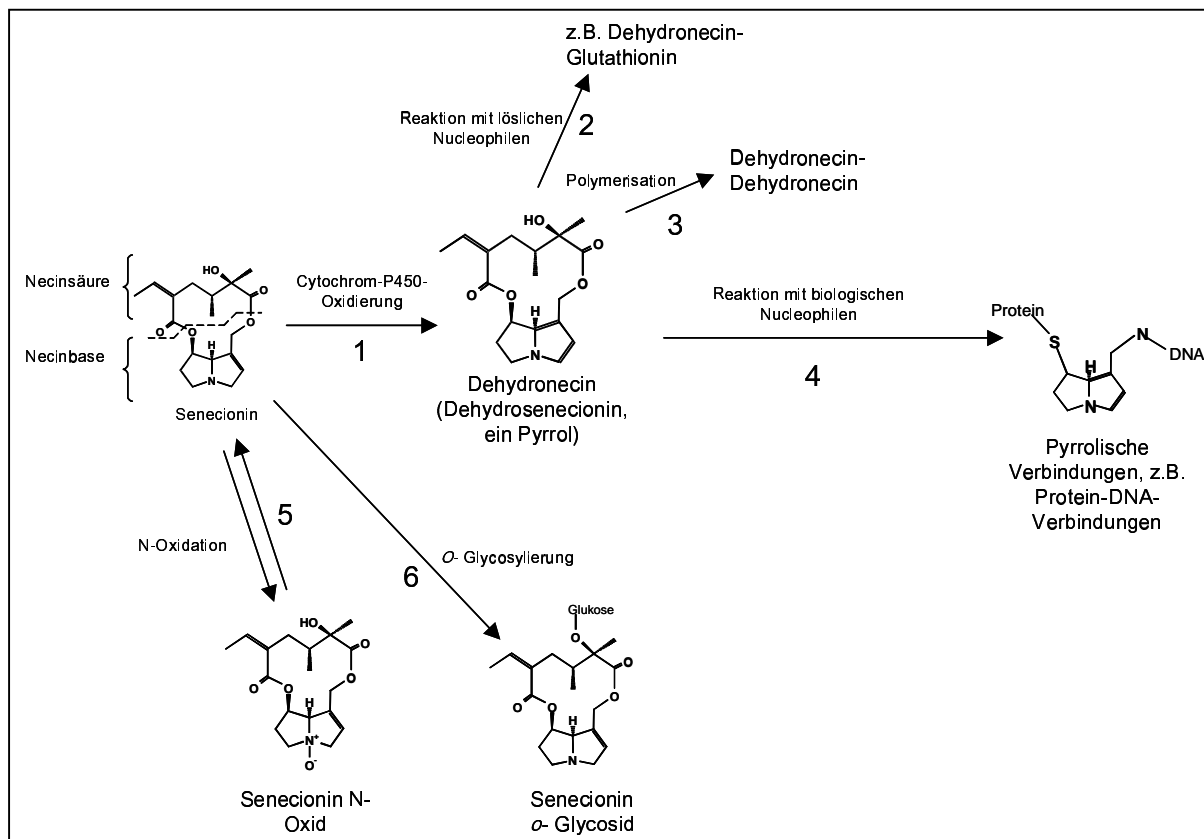


Abb. 6: Metabolismus der Pyrrolizidinalkaloide.

Die PAs können von unterschiedlichen Leberenzymen zu toxischen oder nichttoxischen Metaboliten umgewandelt werden. Die toxischen Reaktionen werden durch bestimmte Cytochrom P-450-Oxidasen durchgeführt. Die PAs können durch P-450-Oxidierung (1) zu den toxischen pyrrolischen Dehydronecinen oxidiert werden, sich mit löslichen Nucleophilen wie z.B. Glutathionin verbinden (2) und dann ausgeschieden werden oder polymerisieren (3) oder zelluläre Nucleophile wie z.B. Proteine oder Nukleinsäuren alkylieren (4). Eine weitere Möglichkeit der Reaktion ist die N-Oxidation der Necinbase durch die Senecionin-N-Oxygenase (*SNO*), die Flavin-Monooxygenase (*FMO*) oder durch N-oxidierende Cytochrom-P-450-Enzyme, wodurch die löslichen und leicht ausgescheidbaren oder als Abwehrstoff speicherbaren N-Oxide entstehen (5). Die o-Glycosylierung der tertiären PAs führt zu untoxischen polaren PA-Glycosiden, die im Körper gespeichert werden können (6) (nach MATTOCKS 1986, WINTER UND SEGALL 1989, STEGELMEIER ET AL. 1999, HARTMANN ET AL. 1999).

Die PAs werden im Verdauungstrakt von Säugetieren und Insekten von den ungiftigen und leicht ausscheidbaren PA-N-Oxiden zu den tertiären PAs reduziert, die aufgrund ihrer lipophilen Eigenschaften gut resorbiert werden können. PA-speichernde Insekten können die PAs, wie bereits geschildert, durch eine Oxygenase im Körper wieder oxidieren. Sie speichern PAs ausschließlich in der Form der N-Oxide (Abb. 7 und Tab. 2). Da die N-Oxide der PAs kein Substrat der Cytochrom-P-450-Oxygenasen in der Vertebratenleber oder in Insekten sind und

daher nicht zu den giftigen Pyrrolen umgewandelt werden (WINTER UND SEGALL 1989, CHEEKE 1994), ist die Oxidierung der PAs eine wirkungsvolle Strategie zur Entgiftung der PAs. Die PA-N-Oxide werden zur Abwehr von Insektivoren von Insekten im Körper gespeichert. Die meisten dieser Insekten besitzen eine aposematische Warnfärbung, mit der sie potentiellen Fraßfeinden ihre Unbekömmlichkeit anzeigen. Es wird angenommen, daß die Mechanismen zur PA-Oxidierung im Zuge der koevolutionären Anpassung der Insekten an ihre Futterpflanzen herausgebildet wurden (HARTMANN 1999). Diese Anpassungen geschahen in verschiedensten Insektengruppen. Einige Insektenarten sind zudem in der Lage, die aufgenommenen PAs in insektenspezifische PAs umzuwandeln (APLIN UND ROTSCHILD 1972, TRIGO ET AL 1996, HARTMANN ET AL. 1997, HARTMANN 1999).

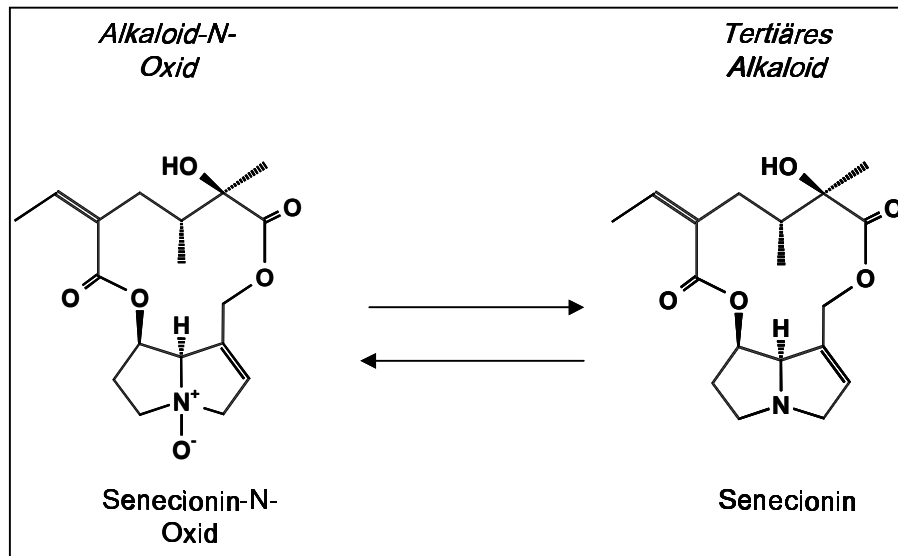


Abb. 7: Die beiden Formen der Senecioninalkaloide.

Die Senecioninalkaloide können in zwei unterschiedlichen Formen vorliegen, die sich deutlich in ihren Eigenschaften unterscheiden (siehe Tab. 2). Die Abbildung zeigt als Beispiel Senecionin. Das potentiell toxische Senecionin wird von spezialisierten Insekten durch eine spezifische Senecionin-N-Oxygenase (SNO) in das ungiftige Senecionin-N-Oxid umgewandelt (HARTMANN 1994/95). Pflanzen synthetisieren, transportieren und speichern PAs als N-Oxide.

Senecionin-N-Oxid	Senecionin
<ul style="list-style-type: none"> - hydrophil, salzig - kann Membranen nicht passiv durchdringen - ungiftig - metabolisch sicher - wird als Abwehrstoff von spezialisierten Insekten gespeichert 	<ul style="list-style-type: none"> - lipophil - kann Membranen passiv durchdringen - giftig nach Bioaktivierung durch P450-Oxygenasen - metabolisch unsicher - wird aus den aufgenommenen N-Oxiden im Darm der Herbivoren und deren Fraßfeinde gebildet

Tab. 2. Eigenschaften von Senecionin und Senecionin-N-Oxid (nach HARTMANN 1999).

Einige Beispiele zu den Strategien verschiedener Insekten:

-Der Käfer *Oreina cacaliae* (Coleoptera, Chrysomelidae) verlagert die PAs als N-Oxid in Abwehrdrüsen und gibt die PAs in seinem Wehrsekret schlagartig bei mechanischer Reizung ab (PASTEELS ET AL 1988, ROWELL-RAHIER ET AL. 1991, EHMKE ET AL. 1999). Dieser Käfer kann selbst keine tertiären PAs zu den PA-N-Oxiden oxidieren, er ist daher auf die Aufnahme der PAs in der N-oxidierten Form angewiesen. Da in dem Darm dieser Käfer die spezifische PA-N-Oxidase unterdrückt ist, werden aufgenommene tertiäre PAs oder die im Darm zu tertiären PAs reduzierten PAs zur Entgiftung zu einem polaren PA-Glycosid glycosyliert, welches für den Käfer unschädlich im Körpergewebe und der Hämolymphe akkumuliert (HARTMANN ET AL. 1999).

-Der Falter *Tyria jacobaeae* (Lepidoptera, Arctiidae) nimmt als Larve pflanzliche PAs auf, die im Darm reduziert werden. Durch eine N-Oxidation mit Hilfe der Senecionin-N-Oxygenase (SNO) werden die PAs in die ungiftige Form überführt. Bis zum adulten Stadium werden die PAs als Schutz vor Insektivoren im Körper als N-Oxid gespeichert (LINDIGKEIT ET AL 1997). Die Larven von *Tyria* signalisieren ihre Giftigkeit mit einer aposematischen Warnfärbung (siehe Abb. 8).

-Männliche Falter von *Utetheisa ornatrix* (Lepidoptera, Arctiidae) verwenden die pflanzlichen PAs als Vorstufe für Pheromone (BOPPRÉ 1986, 1990). Bei der Kopulation gibt das Männchen PAs an das Weibchen weiter, das damit die Eier vor Fraßfeinden schützt. Die Pheromone geben dem Weibchen dabei Auskunft über den PA- Gehalt des Männchens und damit darüber, wie gut es die Nachkommen mit den auf sie übertragenen PAs schützen kann (EISNER UND MEINWALD 1987, 1995).

1.4 Das Untersuchungsobjekt *Senecio jacobaea* L.

Senecio jacobaea L. (JacobsGREISKRAUT, Abb. 8) gehört zur Familie der Asteraceen und ist eine biennale oder kurzlebige perennierende krautige Pflanze. Sie ist in Europa und den britischen Inseln heimisch, jedoch mittlerweile auch vor allem in Nordamerika, Neuseeland und Australien stark verbreitet. Die Pflanze breitet sich unter anderem sehr stark auf Weideland aus und stellt wegen ihrer giftigen PAs eine Bedrohung für das Weidevieh dar. Betroffen sind vor allem Rinder, Rotwild, Pferde und Ziegen. Um die Ausbreitung von *S. jacobaea* einzudämmen, ist diese Pflanze das Ziel vieler biologischer, chemischer und ackerbaulicher Kontrollprogramme (CHEEKE 1989, FRANTZEN ET AL. 2001). Die Pflanzen können einen kräftigen Wurzelstock entwickeln und erreichen Höhen bis zu 175 cm (MITICH 1995). Sie sind im blühenden Zustand verzweigt oder unverzweigt. Im ersten Jahr bildet die Pflanzen Rosetten aus. Ab dem 2. Jahr blüht die Pflanze, die Blütezeit liegt zwischen Juni und November. Einzelne Pflanzen können nach dem Verblühen im darauf folgenden Jahr wieder aus der Wurzel heraus neu austreiben, sie sind dann als wirklich perennierende Pflanzen zu bezeichnen. *S. jacobaea* besitzt eine starke Fähigkeit zum Neuaustrieb nach Entblätterung durch Herbivoren (VAN DER MEIJDEN ET AL. 1989, PRINS ET AL. 1989). *S. jacobaea* ist selbst-inkompatibel (ANDERSSON 1996) und wird durch Insekten bestäubt. Die leuchtend gelben Blütenköpfchen bestehen aus Röhren- und Zungenblüten, die Früchte sind Achänen. Pro Pflanze können tausende Achänen produziert werden, die mit einem Pappus als Verbreitungsorgan durch den Wind verbreitet werden. Bevorzugte Standorte sind sandige Böden und Ruderalstandorte.



Abb. 8: *Senecio jacobaea* L. mit dem auf diese Pflanzenart spezialisierten Herbivoren *Tyria jacobaeae* L.

S. jacobaea wird von über 70 verschiedenen Insektenarten befallen, wozu neben Generalisten auch eine Anzahl von Spezialisten gehören (HARPER UND WOOD 1957, HARRISON UND THOMAS 1991, KUNIN 1999). Einer der wichtigsten Schädlinge sind die Larven des an *S. jacobaea* angepassten, monophagen Falters *Tyria jacobaeae* L. (siehe Kap. 1.3 und Abb. 8), die z.T. erheblichen Fraßschaden anrichten und Pflanzen vollkommen entblättern können (CRAWLEY UND GILLMAN 1989). *S. jacobaea* kann sich jedoch zum Ende des Sommers, wenn sich die Larven von *Tyria* schon verpuppt haben, bei günstigen klimatischen Bedingungen noch einmal bis zur Blüte regenerieren, so daß *S. jacobaea* trotz großer Fraßschäden Früchte bilden und sich vermehren kann (VAN DER MEIJDEN UND VAN DER WAALS-KOOI 1979, CRAWLEY UND NACHAPONG 1985).

1.5 Zielsetzung der Arbeit

Wie einleitend beschrieben wird die PA- Synthese und die PA- Diversifizierung genetisch kontrolliert (VRIELING ET AL. 1993, HARTMANN UND DIERICH 1998). Für die *S. jacobaea*- Populationen könnte es dabei von Vorteil sein, in Bezug auf die PA- Konzentrationen und die PA- Muster über eine hohe Variabilität zu verfügen, denn eine hohe Variabilität könnte die Fähigkeit der Populationen erhöhen, sich an einen veränderlichen Herbivorendruck anpassen zu können.

Mit dieser Arbeit sollen weitere Erkenntnisse zu den genetischen und modifikativen Einflußfaktoren der PA- Synthese und der PA- Diversifizierung gewonnen werden. Dafür wurden an *S. jacobaea* schwerpunktmäßig folgende Bereiche untersucht:

- Gewebespezifität der PAs
- Einfluß von Wachstum und Alterung auf die PAs (langfristige PA- Veränderungen)
- Veränderungen der PA- Vorkommen im Tagesverlauf (kurzfristige PA- Veränderungen)
- Intraklonale und interklonale PA- Variabilität
- Einfluß von Standortfaktoren
- Variabilität im PA- Vorkommen von Pflanzen gleicher und verschiedener Populationen
- Biogenetische Zusammenhänge in der PA- Bildung.

2 Material und Methoden

2.1 Kulturmedien

Die Medien zur in-vitro-Pflanzenvermehrung wurden verändert nach MURASHIGE U. SKOOG (1962). Je nachdem, ob die Kultivierung im Labor in Braunschweig oder im Labor des Institute of Evolutionary and Ecological Sciences (Leiden, Niederlande) stattfand, wurden für die Sterilkulturen zwei verschiedene MSOH- Kulturmedien („Murashige-Skoog ohne Hormon“) verwendet (Tab. 3).

In 1 Liter Medium	MSOH- Medium 1 Braunschweig	MSOH-Medium 2 Leiden
Sucrose	30 g	30 g
Agar	9 g	6 g
KNO ₃	1,9 g	1,9 g
NH ₄ NO ₃	1,65 g	1,65 g
CaCl ₂ ·2H ₂ O	440 mg	440 mg
MgSO ₄ ·7H ₂ O	370 mg	370 mg
KH ₂ PO ₄	170 mg	170 mg
Myo-Inositol	100 mg	100 mg
NaFe EDTA·H ₂ O	40 mg	38,5 mg
MnSO ₄ ·H ₂ O	10,0 mg	16,9 mg
Thiamine·HCl	10 mg	0,1 mg
ZnSO ₄ ·7H ₂ O	8,6 mg	8,6 mg
H ₃ BO ₄	6,2 mg	6,2 mg
Glycine	-	2,0 mg
Nicotinsäure	1,0 mg	0,5 mg
Pyridoxine·HCl	1,0 mg	0,5 mg
KJ	0,75 mg	0,83 mg
NaMoO ₄ ·2H ₂ O	0,25 mg	0,25 mg
CuSO ₄ ·5H ₂ O	0,025 mg	0,025 mg
CoCl ₂ ·6H ₂ O	0,025 mg	0,025 mg
pH-Wert (mit KOH 0,5N eingestellt)	5,8	5,8
H ₂ O (demineralisiert)	mit H ₂ O aufgefüllt auf 1l	mit H ₂ O aufgefüllt auf 1l

Tab. 3 Verwendete Kulturmedien für die in-vitro-Kultivierung des Pflanzenmaterials.

Die Kulturmedien wurden für folgende Versuche verwendet:

Medium 1: Anzucht der Pflanzen für die Vorversuche zur Bestimmung der intraklonalen Variabilität (Kap. 3.6), Kontrollversuch der intraklonalen Variabilität von Klon 10 nach Vorkultur in Leiden in Medium 2 (Kap. 3.7.3).

Medium 2: In-vitro-Vermehrung der im Freiland in Meijndel, Niederlanden ausgepflanzten Klone (Kap. 3.7 mit Ausnahme des Kap. 3.7.3).

2.2 Pflanzenmaterial

Alle in dieser Arbeit untersuchten Pflanzen gehören zur Art *Senecio jacobaea* L., Asteraceae. Für die einzelnen Versuche wurde Pflanzenmaterial verschiedener Herkunft verwendet.

2.2.1 Pflanzenmaterial für die Untersuchung der räumlichen Verteilung der PAs und der Variabilität der PAs während der Ontogenese

Die für die Versuche zum PA-Vorkommen in den Blütenköpfchen und zur PA-Verteilung in der Pflanze (Kap. 3.2.3, 3.2.4, 3.3.2, 3.3.3 und 3.4.1) verwendeten Pflanzen wurden im blühenden Zustand am 07.10.1997 mit dem gesamten Wurzelstock am Standort Nr. 1 (Kap. 2.3) ausgegraben und im Arzneipflanzengarten des Institutes für Pharmazeutische Biologie, Braunschweig, angepflanzt. Diese Pflanzen waren im 1. Jahr nach der Umpflanzung, im Sommer 1998, sehr gut entwickelt und bildeten zahlreiche Blütenköpfchen, so daß an diesen Pflanzen die Versuche durchgeführt werden konnten. Die Untersuchung zur Verteilung der PAs im Sproßquerschnitt (Kap. 3.2.2) wurde an 5 wilden Pflanzen, die aus der Nähe des Arzneipflanzengartens in Braunschweig stammten, durchgeführt.

2.2.2 Pflanzenmaterial für die Populationsuntersuchungen

Für die Populationsuntersuchungen im Kap. 3.5 wurden Blütenköpfchen von Pflanzen eines Standortes bei Hannover (Standort Nr. 1, siehe Kap. 2.3) und Blütenköpfchen von Pflanzen aus dem Dünengebiet Meijndel bei Den Haag, Niederlande (Standort Nr. 3, siehe Kap. 2.3) untersucht.

2.2.3 Pflanzenmaterial für die Vorversuche zur intraklonalen PA-Variabilität

Für den Vorversuch (Kap. 3.6) zur intraklonalen PA-Variabilität wurde eine blühende *S. jacobaea*-Pflanze (im folgenden bezeichnet als H5) am 07.10.1997 am Standort bei Hannover ausgegraben und in den Arzneipflanzengarten des Institutes für Pharmazeutische Biologie, Braunschweig überführt und dort eingepflanzt. Am 23.10.1997 wurden von einem einzigen Blütenköpfchen dieser Pflanze Achänen entnommen und aus ihnen das Pflanzenmaterial hergestellt, das für die Versuche des Kap. 3.6 in Braunschweig verwendet wurde. Schematisch ist die Herstellung der Versuchspflanzen in Abb. 9 dargestellt. Zur Beschreibung des Standortes siehe Standort Nr. 2 im Kap. 2.3.

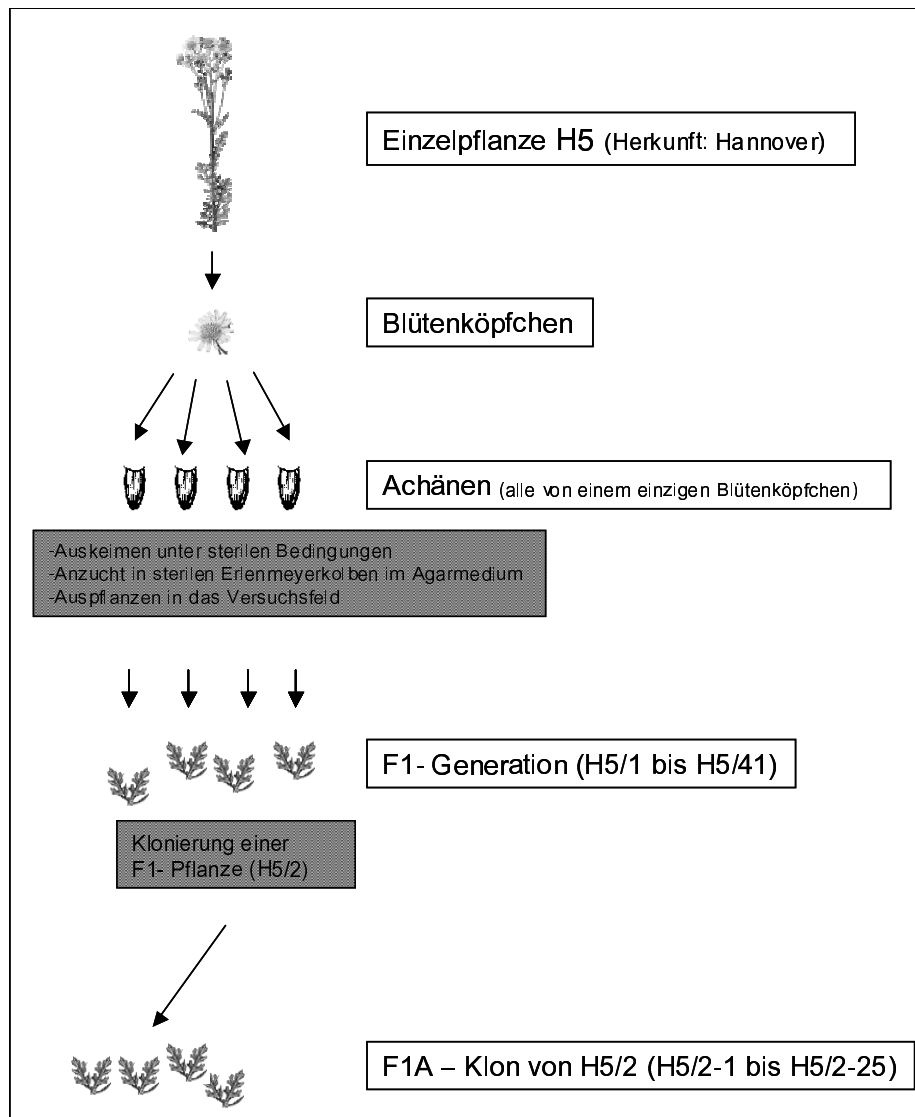


Abb. 9: Schema der Herstellung der Versuchspflanzen für die Vorversuche zur intraklonalen PA-Variabilität (siehe Kap. 3.6).

Die Achänen des Blütenköpfchens wurden für die Oberflächensterilisierung vorbereitet, indem sie zuerst für 2 min. in 70% EtOH gelegt und dann für 2 min. mit sterilem H₂O demin. gespült wurden. Danach erfolgte die Sterilisierung der Achänen durch 1-minütiger Behandlung mit 25% Natriumhypochlorit-Lösung und direkt folgender 5-minütiger Spülung mit sterilem H₂O demin. Die Achänen wurden zum Auskeimen in Petrischalen auf mit sterilem H₂O demin. angefeuchteten Filterpapier ausgelegt, die Petrischalen mit Parafilm verschlossen und in der Klimakammer bei 25° C und einem 16h Tag/8h Nacht- Rhythmus kultiviert. Die Pflanzen (sie werden in dieser Arbeit als F1-Generation bezeichnet, da sie alle Nachkommen der selben Mutterpflanze sind) wurden nach dem Auskeimen bezeichnet (H5/1 bis H5/41).

Ab dem 28.11.1997 erfolgte unter sterilen Bedingungen das Umsetzen der ausgekeimten Pflanzen in Petrischalen mit MSOH-Medium Nr.1 (siehe Tab. 3) und am 15.12.1997 das Umsetzen in 250 ml Erlenmeyerkolben mit MSOH-Medium Nr.1. Die Erlenmeyerkolben wurden steril mit Alufolie verschlossen. Etwa alle 3 Wochen wurden die Pflanzen auf neues Medium umgesetzt. Die gesamte Kultivierung fand unter den gleichen sterilen Klimakammer-Bedingungen wie bei der oben beschriebenen Achänenkeimung statt. Am 27.4.1998 wurden die Pflanzen aus der Sterilkultur in Anzuchttöpfe (50% Sand, 50 % Pflanzerde) überführt und im

Gewächshaus weiter kultiviert. Zum Schutz vor Verdunstung wurden die Pflanzen nach der Überführung aus der Sterilkultur für mehrere Tage mit durchsichtigen, belüfteten Abdeckhauben abgedeckt. Am 6.5.1998 wurden die Pflanzen schließlich in den Arzneipflanzengarten (Standort Nr. 2, siehe Kap. 2.3) ausgepflanzt. Eine Pflanze der F1-Generation (H5/2) wurde durch vegetative Vermehrung (Sproßteilung) während der in-vitro-Kulturphase kloniert und ebenfalls unter den gleichen Bedingungen zum gleichen Zeitpunkt wie die F1-Pflanzen im Versuchsfeld angepflanzt. Diese genetisch identischen Pflanzen stellen die in dieser Arbeit als F1A-Klon bezeichneten Pflanzen dar.

2.2.4 Pflanzenmaterial für den Freilandversuch im Dünengebiet Meijndel, Niederlande

Für den Versuch in dem Dünengebiet von Meijndel, Niederlande, wurden in-vitro-kultivierte Pflanzen an zwei natürlichen Standorten (siehe Standort Nr. 4a und 4b im Kap.2.3) ausgepflanzt. Die gesamte in-vitro-Kultivierung dieses Versuches fand im Institute of Evolutionary and Ecological Sciences in Leiden, Niederlande, statt. Von im Dünengebiet Meijndel natürlich vorkommenden blühenden *S. jacobaea*-Pflanzen wurden Achänen gesammelt. Diese wurden für 20 min. mit 1-2% Natriumhypochlorit-Lösung oberflächensterilisiert und anschließend mit sterilisiertem, demineralisiertem Wasser gespült. Die Achänen wurden in Reagenzgläser (14 cm Höhe, 2,5 cm Durchmesser, mit 4-5 ml des Mediums Nr. 2, siehe Kap. 2.1) in einer Klimakammer bei 20° C, 70% rel. Luftfeuchte und 16h Licht/ 8 h Dunkel zum Keimen gebracht. Die ausgekeimten Pflanzen wurden vegetativ durch Sproßteilung unter sterilen Bedingungen vermehrt (kloniert), wobei die Bedingungen der Kultivierung die gleichen waren wie bei der Auskeimung der Achänen. Die Bezeichnungen der verwendeten 4 Klone sind in Tab. 4 angegeben.

Klonbezeichnung in dieser Arbeit	Interne Bezeichnung im Labor Leiden
3	Mey S3
10	R10B
16	R16A
19	Mey 19A

Tab. 4: Bezeichnungen der für den Freilandversuch im Dünengebiet von Meijndel (siehe Kap. 3.7) verwendeten *S. jacobaea*-Klone.

Am 02.02.1999 erfolgte das Umsetzen der *Senecio*-Pflanzen aus den Glasröhrchen in größere Gefäße (9 cm Höhe, 8 cm Durchmesser, mit einer Schicht von 1 cm MSOH-Medium Nr. 2, siehe Kap. 2.1). Diese Gefäße unterlagen den gleichen Klimakammer-Bedingungen wie bei der oben beschriebenen Auskeimung der Achänen. Das Auspflanzen in eine Vorkultur fand am 01.03.1999 statt. Die Pflanzen wurden mit Wasser vom MSOH-Medium gereinigt und dann in Pflanzschalen (60 cm x 40 cm) mit einer 4-5 cm dicken Schicht aus Sand / Pflanzenerde (Verhältnis 50%/ 50%) ausgepflanzt. Die Pflanzschalen waren durch durchsichtige, belüftete Abdeckhauben vor Verdunstung geschützt. Die Kulturbedingung in der Klimakammer war ein 8h Tag-16h Nacht-Rhythmus bei 20° C am Tag und 15° C bei Nacht. Die relative Luftfeuchte betrug 70%. Am 18.03.1999 wurden die Pflanzen in Pflanztöpfe (9 cm Durchmesser), die bereits den Boden der zukünftigen Standorte des Dünengebietes enthielten, umgesetzt. Die Kulturbedingungen entsprachen denen der Vorkultur. Am 06.04.1999 wurden die Pflanzen am trockenen und am 07.04.1999 am feuchten Standort im Dünengebiet von Meijndel ausgepflanzt. In den ersten

Monaten wurden die Pflanzen mit Maschendraht gegen Ausgraben durch Kaninchen geschützt (Abb. 10). Von jedem der 4 Klone wurden pro Standort 30 Pflanzen ausgepflanzt, insgesamt also 120 Pflanzen pro Standort. Die Festlegung der Position der einzelnen Pflanzen an den Standorten wurde nach einem randomisierten Verfahren durchgeführt. Vor der Bepflanzung wurden an den beiden Standorten vertrocknetes Laub von den Bodenfläche entfernt.

Die in-vitro-Kultivierung und die Vorkultur der Pflanzen dieses Freilandversuches erfolgte durch Frau K. van der Veen. Die Ernte der Pflanzen fand an zwei Zeitpunkten statt. Im 1. Jahr nach der Anpflanzung, am 12.10.1999, wurden pro Standort und Klon 5 Pflanzen geerntet. Alle Pflanzen befanden sich zu diesem Zeitpunkt noch im Rosettenstadium. Im 2. Jahr nach der Anpflanzung wurden alle restlichen Pflanzen, im Rosettenstadium und im blühenden Zustand, geerntet. Die Ernte des feuchten, schattigen Standortes wurde am 08.07.2000, die Ernte des trockenen, sonnigen Standortes am 09.07.2000 durchgeführt. Die Rosettenpflanzen, die im 1. Jahr geerntet wurden, wurden außerdem für die Untersuchung der PA-Konzentrationen und PA-Muster von Blättern verschiedenen Blattalters verwendet (Kap. 3.3.1).

2.2.5 Pflanzenmaterial für den in-vitro-Kontrollversuch

Einer der im Freiland in Meijndel verwendeten Klone (Klon 10) wurde für einen in-vitro-Kontrollversuch (Kap. 3.7.3) verwendet. Dieser Kontrollversuch wurde in der Klimakammer am Institut für Pharmazeutische Biologie, Braunschweig, durchgeführt. Das Ausgangsmaterial war eine steril kultivierte in-vitro-Pflanze des Klones 10, die wie in Kap. 2.2.4 beschrieben im Labor in Leiden, Niederlande, hergestellt wurde. In Braunschweig wurde diese Pflanze von Frau L. Heise in Sterilkultur durch Sproßteilung vegetativ vermehrt. Die Kultur fand in der Klimakammer bei 25° C und 16h Tag/8h Nacht statt. Die Pflanzen wurden unter sterilen Bedingungen in 250 ml Erlenmeyerkolben mit MSOH-Medium Nr.1 kultiviert. Die Erlenmeyerkolben wurden mit Alufolie steril verschlossen. Alle 3 Wochen wurden die Pflanzen auf neues Medium umgesetzt und durch Sproßteilung weiter vermehrt. Beim Umsetzen wurde darauf geachtet, daß die umgesetzten Pflanzenteile vergleichbar groß waren. Insgesamt erfolgten bis zur Probennahme 5 Umsetzungen. Die letzte Umsetzung erfolgte für alle Pflanzen am 01.03.2001, die Ernte des Materials wurde 3 Wochen später am 22.03.2001 durchgeführt.

2.3 Standorte

Die Freilandversuche wurden an unterschiedlichen Standorten durchgeführt:

Standort Nr. 1:

Die für den Versuch des Kap. 3.5.1 verwendete Population befand sich an einem Ruderalstandort in der Nähe von Hannover. Der Standort ist eine Fläche mit hohem Sandanteil. Eine Skizze der Position der untersuchten Pflanzen an diesem Standort findet sich im Anhang (Abb. 99).

Standort Nr. 2:

Das Versuchsfeld im Arzneipflanzengarten in Braunschweig wurde für die Versuche im Kap. 3.2.1, 3.2.3, 3.2.4, 3.3.2, 3.3.3, 3.4 und 3.6 verwendet. Die Herstellung und

Anpflanzung der Pflanzen dieses Standortes ist im Kap. 2.2.3 beschrieben. Der Boden des Versuchsfeldes im Arzneipflanzengarten wurde vor der Bepflanzung von Unkraut befreit, bis auf eine Tiefe von 30 cm ausgegraben, durchmischt und wieder auf der Versuchsfläche verteilt. Dadurch sollten möglichst einheitliche Standortbedingungen für die einzelnen Pflanzen erreicht werden. Die Feldgröße betrug ca. 3,0 m x 2,5 m, der Abstand zwischen den Pflanzen ca. 30 cm. Für einige Versuche wurden Klimadaten (relative Luftfeuchte und Temperatur) mit einem Hygrometer am Versuchsfeld aufgenommen. Für den Langzeitversuch (Kap. 3.3.3) stellte der Deutsche Wetterdienst freundlicherweise Klimadaten zur Verfügung, die von der Wetterstation an der FAL Braunschweig in ca. 6 km Entfernung vom Arzneipflanzengarten aufgenommen wurden.

Standort Nr. 3:

Die Populationen für den im Kap. 3.5.2 dargestellten Versuch stammten aus dem Dünenschutzgebiet Meijndel bei Leiden, Niederlande (siehe Abb. 10A). Eine Skizze der Position der untersuchten Populationen findet sich im Anhang (Abb. 100).

Standort Nr. 4a und 4b:

Die Versuchsfelder für die Versuche des Kap. 3.7 lagen in dem Dünenschutzgebiet Meijndel bei Leiden, Niederlande (siehe Abb. 10A). Die beiden Versuchsfelder hatten jeweils eine Breite von 5,60 m und eine Länge von Länge 3,15 m. Pro Feld wurden 8 Reihen mit jeweils 15 Pflanzen bepflanzt, der Abstand der Pflanzen zwischen den Reihen betrug 45 cm, der Abstand der Pflanzen innerhalb der Reihen 40 cm. Die Herstellung und Anpflanzung der Pflanzen an diesen Standorten ist im Kap. 2.2.4 beschrieben.

Standort Nr. 4a: Dieses Versuchsfeld (siehe Abb. 10B) liegt an einem trockenen, sonnigen Standort, der erhöht auf einer Düne liegt und sandigen Boden hat. Dieser Standort wird im Folgenden auch mit „TS“ bezeichnet

Standort Nr. 4b: Dieses Versuchsfeld (siehe Abb. 10C) liegt etwa 500m vom Standort 4a entfernt an einem feuchten, schattigen Standort, der in einer Senke zwischen den Dünen liegt. Der Standort wird durch Bäume beschattet und hat einen dunklen, nährstoffreicheren Boden als Standort 4a. Der Boden entspricht in seiner Zusammensetzung in etwa einem Mischungsverhältnis von 50% Erde und 50% Sand. Dieser Standort wird im Folgenden auch mit „FS“ bezeichnet.

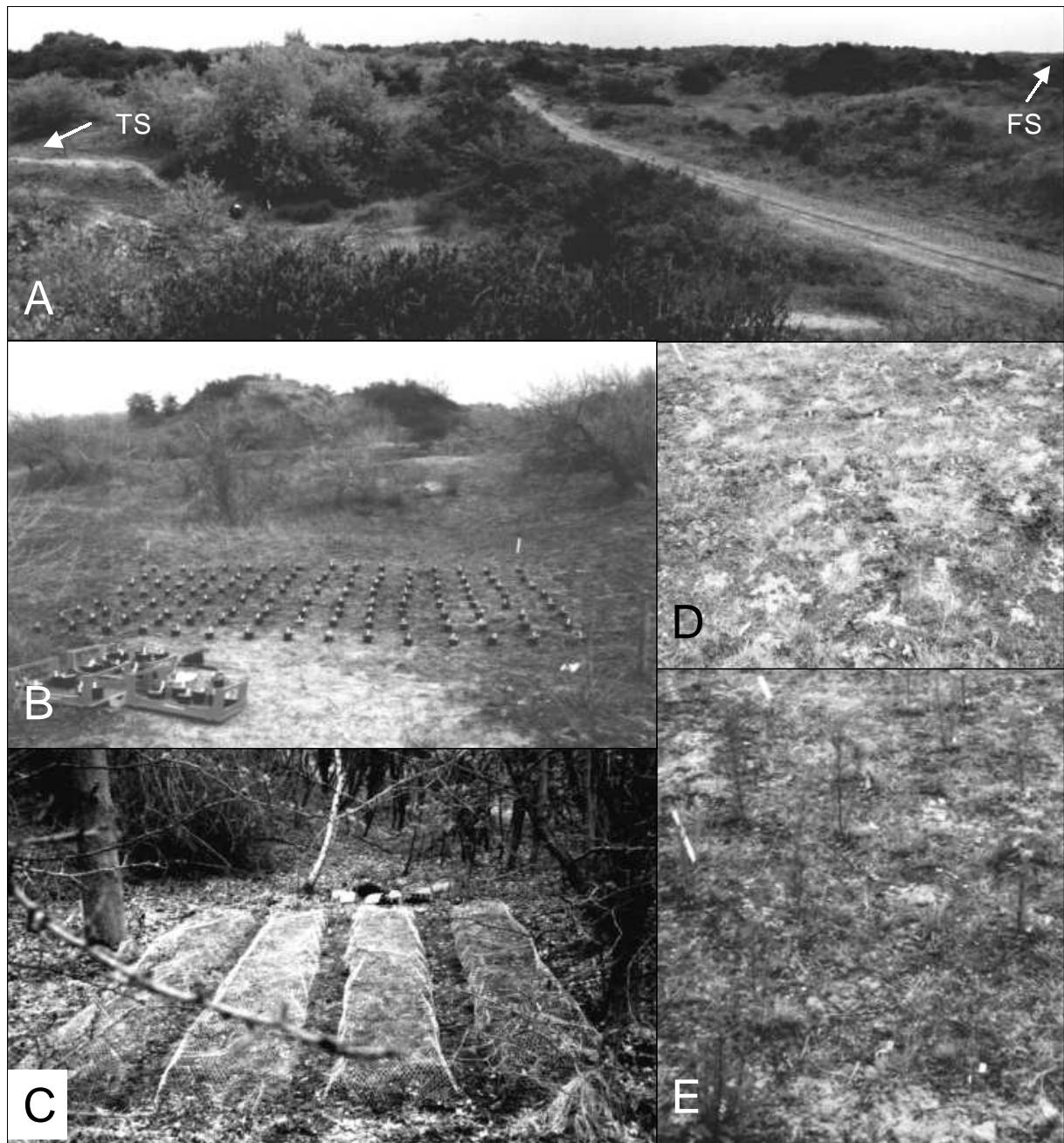


Abb. 10: Versuchsfelder für die Freilandversuche (siehe Kap. 3.7) im Dünenschutzgebiet Meijndel in den Niederlanden.

Aus diesem Gebiet stammten auch die *S.jacobaea*-Populationen für den Versuch des Kap. 3.5.2. Eine Karte mit den Positionen der einzelnen Populationen befindet sich im Anhang (Abb. 100).

A: Überblick über das Dünenschutzgebiet.

TS: Lage des trockenen, sonnigen Versuchsfeldes

FS: Lage des feuchten, schattigen Versuchsfeldes

B: Standort TS zum Zeitpunkt der Bepflanzung am 06.04.1999

C: Standort FS zum Zeitpunkt der Bepflanzung am 07.04.1999.

Die Pflanzen beider Standorte wurden in den ersten Monaten an beiden Standorten durch Maschendraht vor dem Ausgraben durch Kaninchen geschützt.

D: Rosettenpflanzen auf dem trockenen Feld zum Erntezeitpunkt im 1. Jahr nach der Auspflanzung am 11.10.1999

E: Blühende Pflanzen und Rosettenpflanzen auf dem trockenen Standort zum Erntezeitpunkt im 2. Jahr am 08.07.2000.

2.4 Probenvorbereitung und PA-Extraktion

Das Extraktionsverfahren basiert auf TOPPEL ET AL. (1987) und wurde für die routinemäßige und reproduzierbare Untersuchung geringer Einwaagen optimiert (siehe Kap.3.1.1). Abb. 11 stellt das gesamte Extraktionsverfahren schematisch dar.

2.4.1 Probenvorbereitung

Nach der Reinigung der Pflanzen von Erde wurde das Frischgewicht bestimmt und die Pflanzen in die einzelnen Organe Wurzeln, Sproßachse, Blätter und Blütenköpfchen zerlegt. Nach der Bestimmung des Frischgewichtes der Organe wurden diese bei -20°C eingefroren. Die Trocknung der im Juni 2000 geernteten Pflanzen des Feldversuches in Meijendel erfolgte im Trockenofen für 24 Stunden bei 50°C , alle weiteren untersuchten Pflanzen und Pflanzenteile dieser Arbeit wurden gefriergetrocknet. Nach der Trocknung wurde das Trockengewicht der Organe bestimmt. Bis zur Extraktion wurde das getrocknete Material in Exsikkatoren unter Vakuum gelagert. Vor der Extraktion wurde das trockene Pflanzenmaterial unter Verwendung von Quarzsand oder flüssigem Stickstoff fein gemörsert.

2.4.2 Extraktion der PAs

Für die meisten Versuche wurde das Pflanzenmaterial nach der Methode A extrahiert. Nur die Proben des Versuches im Kap. 3.5.1 wurden abweichend extrahiert (Methode B).

Methode A:

In Eppendorf-Gefäße (2 ml) wurden 0,01 bis 0,1 mg des fein gemörserte, trockene Pflanzenmaterials eingewogen. Für die erste Extraktion wurde 1 ml 0,1 N H_2SO_4 zugegeben und 30 min inkubiert. Danach wurde mit 13.500 rpm zentrifugiert (Sigma 101M, Sigma 201M und Sigma 1K15 Tischzentrifugen) und der Überstand abgenommen. Dieser Vorgang wurde nach Resuspendierung des Pellets noch 3x wiederholt, wobei dann jeweils 0,5 ml 0,1N H_2SO_4 hinzugegeben wurden und jeweils für 10 min inkubiert wurde. Die Überstände wurden in kleine, 15 ml fassende Schnappdeckelgläser überführt. Um die tertiären PAs zu den PA-N-Oxiden zu reduzieren, wurde ein Überschuß an Zinkpulver zugegeben. Der pH-Wert wurde während der gesamten Extraktionszeit im sauren Bereich gehalten. Dafür wurden im Regelfall pro Probe insgesamt 3x 100 μl 10 N H_2SO_4 zugeben. Die Kontrolle des pH-Wertes erfolgte halbstündlich mit pH-Indikatorpapier (Merck). Für einen Zeitraum von 3 h wurden die Proben mit einem Magnetrührer gerührt, anschließend wurde 25% NH_4OH hinzugefügt, bis die Proben basisch und optisch klar waren. Dabei wurden zuerst 400 μl der NH_4OH -Lösung hinzugegeben, die Probe gut durchgemischt und in ein 4 ml- Probengefäß überführt, danach noch 2x 200 μl NH_4OH zum Nachspülen in die Schnappdeckelgläser gegeben, und die Spülflüssigkeit ebenfalls in das 4 ml- Probengefäß überführt. In diesen Gefäßen wurden die Proben bei 13500 rpm (Sigma 101M Tischzentrifuge) für 10 min bei Raumtemperatur abzentrifugiert. Der Überstand wurde zur Vorreinigung des Rohextraktes auf 3 ml Extrelut[®]-Säulen (gepackt mit 3 g Isolute[®], Separtis GmbH) gegeben und 30 min einwirken gelassen. Die Elution der PAs erfolgte durch Zugabe von je 4 x 12 ml CH_2Cl_2 auf die Extrelut[®]-Säulen, das durchlaufende CH_2Cl_2

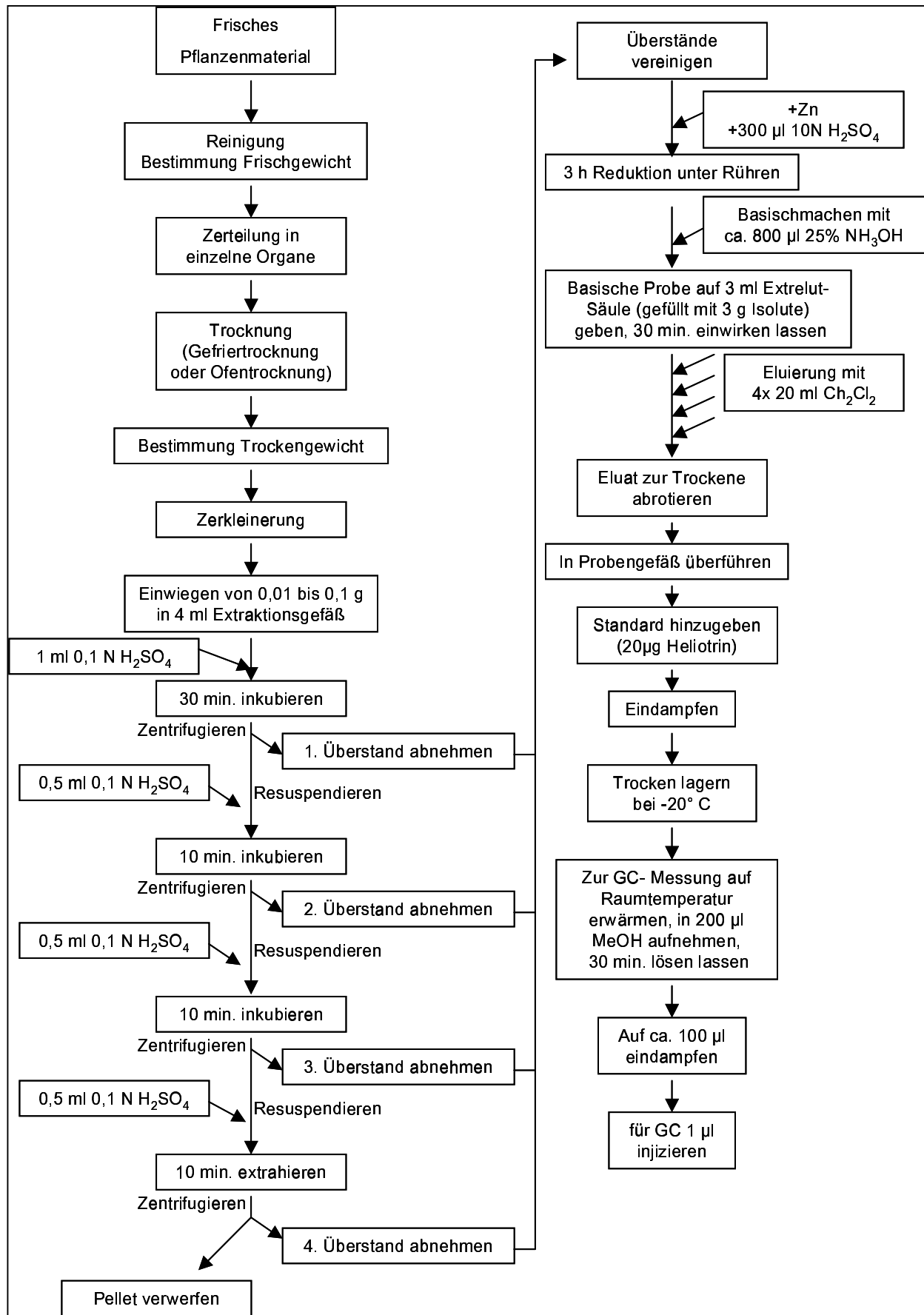


Abb. 11: Schema der PA- Extraktion.

mit den PAs wurde am Rotationsverdampfer (KVV 800 Rotationsverdampfer) bei 44° C und leichtem Vakuum (ca. 930 mbar) eingeeengt. Der Rückstand wurde mit CH₂Cl₂ aufgenommen und quantitativ in ein 2 ml- Probengefäß aus Glas (Schraubdeckelgefäß von Schütt Labortechnik) überführt. Das CH₂Cl₂ wurde unter dem Luftstrom bis zur Trockene eingeeengt, 20 µg Heliotrin (in MeOH gelöst, Konzentration 1µg/µl) als Standard in das Probengefäß hinzugegeben und ebenfalls durch Belüftung eingeeengt. Die Proben wurden trocken (ohne MeOH) bei -20° C gelagert. Vor der GC-Messung wurden die Proben in jeweils 200 µl MeOH aufgenommen und unter Schwenken der Probengefäße Probenrückstände an der Gefäßinnenseite abgelöst. Mindestens 30 min wurden die Proben zum kompletten Lösen der PAs stehen gelassen. Die Probelösung wurde unter dem Luftstrom auf ca. 100 µl eingeeengt (da der Standard bereits enthalten war, musste hier das Volumen nicht genau eingehalten werden). Für die GC-Messung wurde davon 1µl in den Gaschromatographen injiziert.

Methode B:

Für die Populationsuntersuchung im Kap. 3.5.1 wurde ein verändertes Extraktionsverfahren angewendet, da das beschriebene Extraktionsverfahren der Methode A zu dem Versuchszeitpunkt noch nicht optimiert war. Gefriergetrocknetes Pflanzenmaterial wurden unter Zusatz von Quarzsand und 1N HCl im Mörser zerkleinert und quantitativ in verschraubbare Zentrifugenbehälter (für SS 34-Rotor mit 35ml Volumen, maximal auf 10 ml aufgefüllt) überführt. Bei 16.000 rpm wurde für 10 min zentrifugiert (DuPont Sorvall RC-5B Zentrifuge). Der Überstand wurde abgenommen, wieder 1N HCL zum Pellet hinzugefügt, das Pellet resuspendiert und erneut zentrifugiert wie oben beschrieben. Insgesamt wurde die Extraktion 3 mal durchgeführt. Die 3 Überstände wurden vereinigt. Die Reduktion der Überstände und die Vorbereitung bis zur Aufgabe auf die Extrelutsäulen erfolgte wie in Methode A beschrieben. Das Volumen der Extrelutsäulen betrug 20 ml, die Säulen waren jeweils mit 20 g Isolute[®] gefüllt. Nach Probenaufgabe wurde 30 min gewartet, danach erfolgte die Elution der PAs durch Zugabe von 3x 40 ml CH₂Cl₂. Das weitere Verfahren wurde wie in Methode A beschrieben durchgeführt.

2.5 Trennung und Identifizierung der PAs

2.5.1 Gaschromatographie (GC)

Für die GC-Messungen wurden Gaschromatographen von Hewlett Packard des Bautyps 5860 Series II verwendet. Die Gaschromatographen waren jeweils mit einem FID- und einem PND- Detektor ausgestattet. Die Datenaufnahme erfolgte jeweils über HP 3396 Series II-Integratoren (Hewlett Packard) und dem Programm HP Peak96 (Hewlett Packard), die Integration der Peakflächen wurde mit dem Programm HPChemStation (Hewlett Packard) durchgeführt. Die Proben wurden jeweils mit zwei Gaschromatographen gemessen, die mit GC-Säulen unterschiedlicher Polarität ausgestattet waren. Schwierigkeiten in der Trennung der PAs machten diese zweifache Messung erforderlich (siehe Versuche im Kap. 3.1.2). Bei den verwendeten Kapillar-Säulen handelte es sich um Fused silica-Säulen des Typs DB1 (unpolar) und DB17 (mittel polar). Die genauen Spezifikationen sind in Tab. 5 angegeben. Als GC-Liner wurden single-taper-Liner (einseitig zulaufender Split-Liner) aus Borosilicat ohne Glaswollpackung mit 4 mm Innendurchmesser und einem Volumen von 900µl von Hewlett Packard verwendet. (siehe Abb. 14 E1). Es war notwendig, die Liner regelmäßig (etwa alle 50 Messungen) zu „deaktivieren“, d.h.

polare Stellen der Liner- Glasoberfläche mit dem flüssigen Silikat MSTFA (N-Methyl-N-trimethyl-silyltrifluoracet-amid von Fluka) zu inaktivieren. Nicht deaktivierte Liner können das Meßergebnis verfälschen (Versuche zu dieser Problematik siehe Kap. 3.1.2.2). Vor der Deaktivierung wurden die Liner mechanisch mit einer Bürste und mit MeOH gereinigt. Zur Deaktivierung wurden die Liner in ein Pyrex-Röhrchen gegeben, 10 µl MSTFA wurde hinzugegeben und die Pyrex-Röhrchen gut verschlossen. Für 6 h wurden die Liner bei 220° C im Ofen erhitzt, wodurch sich das

	GC mit DB1-Säule	GC mit DB17-Säule
verwendete GC-Säule und Hersteller	DB1 von J&W Scientific	DB17 von J&W Scientific
Säulenlänge	15m	15m
Innendurchmesser der Säule (id)	0,25mm	0,25mm
Schichtdicke (df) der flüssigen Säulenphase	0,25µm	0,25µm
Material der flüssigen Säulenphase	100% Dimethylpolisiloxan	50% Phenylmethylpolisiloxan
Injektortemperatur	250° C	250° C
Temperaturprogramm	150° C-300° C bei 6° C /min	150° C-280° C bei 6° C /min
Ausheizdauer bei der Endtemperatur	3 min	3 min
Splitverhältnis	1:20	1:20
Säulendruck des Trägergases Helium	100kpa	80kpa

Tab. 5: Spezifikationen der verwendeten GC-Säulen und GC-Bedingungen.

Für die Messungen wurden zwei baugleiche Gaschromatographen (5860 Series II von Hewlett Packard) verwendet, wobei ein Gerät mit der DB1-Säule und das andere Gerät mit der DB17-Säule ausgestattet war.

MSTFA in die polaren Stellen der Glasoberflächen der Liner einbrennt und diese dadurch deaktiviert. Während der manuellen Probeninjektion können Gummiteile der Injektorsepten in den Liner gelangen und das Meßergebnis erheblich beeinflussen (siehe Kap. 3.1.2.1). Um das Ausstanzen von Gummiteilen aus dem Septum zu verhindern, wurden perforierte Septen mit partieller Bohrung von Hewlett Packard benutzt (Durchmesser 11 mm, Typ: low bleed septa, through hole, siehe Abb. 14 D2). Passend zu diesen Septen wurden elektrolytisch abgerundete Injektionsnadeln verwendet (Hamilton RN needle, gauge: 26s, leg: 51mm, point style: 3, electro tapered, siehe Abb. 14 D4a, D4b). Die Proben wurden mit einer Hamilton Microliter-Spritze der Serie 800, Modell 85 mit einem Nennvolumen von 5 µl manuell injiziert. Das Programm HPChemStation (Hewlett Packard) ermöglichte den gemeinsamen Ausdruck der FID-und PND-Signale einer Messung (siehe Abb. 23). Anhand des PND-Signales konnte erkannt werden, bei welchen Peaks im Chromatogramm es sich um Alkaloide handelte. Die Pyrrolizidinalkaloide wurden mittels GC-MS (siehe Kap.2.5.2) identifiziert, die Zuordnung zu den über die GC erhaltenen Peaks erfolgte über die Retentionsindices (WEHRLI UND KOVATS 1955). Die Quantifizierung der PAs erfolgte mittels Flächenauswertung der FID-Peaks unter Einbeziehung eines Korrekturfaktors (Kf) und Verwendung von Heliotrin als internen Standard. Der Korrekturfaktor korrigiert die FID-Flächenwerte, die nur durch die Kohlenstoff-Signale entstehen, entsprechend dem Molekulargewicht der einzelnen PAs:

$$\text{Korrekturfaktor Kf} = \frac{\text{Molgewicht der Substanz}}{\text{Anzahl der C - Atome} \times 12}$$

Zur Auswertung der elektronisch gespeicherten Chromatogramme mit dem Programm HP ChemStation wurde mit einer Integrations-Empfindlichkeit von -1 bis +1 (abhängig von der Stärke des Grundrauschens der Basislinie) bei einer Peakbreite von mindestens 0,04 min gearbeitet. Bei unruhiger Basislinie des GC-Laufes wurden die Integrationsflächen visuell überprüft und bei Fehlerhaftigkeit (falscher Verlauf der Integrations-Basislinie unterhalb der Peaks) die Basislinien für die Peakintegration mit dem Programm manuell korrigiert. Bei Verwendung der oben beschriebenen Methoden sind die PAs bei einer Einwaage von 50 mg trockenem Pflanzenmaterial von *S. jacobaea* mit einem PA- Gehalt ab 0,0003% des TG als Spur nachweisbar, sicher quantifizierbar sind die PAs ab einem PA- Gehalt von 0,003% des TG.

2.5.2 GC-MS

Die Identifizierung der PAs wurde mittels Gekoppelter Kapillar-Gas-Chromatographie-Massenspektrometrie (GC-MS) von Dr. L. Witte, Institut für Pharmazeutische Biologie, durchgeführt. Die Messungen wurden an einem Gaschromatographen des Typs Carlo Erba 5160 GC in direkter Kopplung an einen Quadrupol Massenspektrometer des Typs Finnigan MAT 4515 durchgeführt. Die Messung der Massenspektren erfolgte durch Elektronenstoß-Ionisation (EI) bei 50 eV. Durch die Bestimmung der Molmassen (M^+), der Fragmentierungsspektren, der Retentionsindices (RIs) sowie durch Vergleich mit bekannten Standardsubstanzen konnten die Verbindungen identifiziert werden. Genaue Darstellungen der GC-MS-Daten der in dieser Arbeit untersuchten PAs sind in den Arbeiten von WITTE ET AL. (1992) und WITTE ET AL. (1993) beschrieben. Die Bestimmung der RIs erfolgte durch lineare Interpolation von koinjizierten Kohlenwasserstoff-Standards (C-14 bis C-28) (WEHRLI U. KOVATS 1955). Die zur Trockne eingeeengten Proben wurden für die GC-MS in CH_2Cl_2 aufgenommen und 1-2 μl injiziert. Die GC-MS-Messungen fanden unter Verwendung der GC-Säulen DB1 und DB17 unter folgenden Bedingungen statt (Tab. 6):

verwendete GC-Säule und Hersteller	DB1 und DB17 von J&W Scientific
Säulenlänge	30m
Innendurchmesser der Säule (id)	0,32mm
Schichtdicke (df) der flüssigen Säulenphase	0,25 μm
Material der flüssigen Säulenphase	DB1: 100% Dimethylpolysiloxan DB17: 50% Phenylmethylpolysiloxan
Injektortemperatur	250° C
Temperaturprogramm	DB 1 : 150° C-300° C bei 6° C /min DB 17: 150° C-280° C bei 6° C /min
Ausheizdauer bei der Endtemperatur	3 min
Splitverhältnis	1:20
Säulendruck des Trägergases Helium	0,75 bar

Tab. 6: Spezifikationen der verwendeten GC-Säulen und der GC-Bedingungen für die GC-MS.

2.6 Statistik

Die statistischen Berechnungen dieser Arbeit wurden mit den Programmen SPSS 9.0 und dem Statistik-Modul von Excel 2000 durchgeführt.

2.6.1 Standardabweichung

Die Standardabweichung ist ein geeignetes Maß, um Variabilität zu beschreiben. (BÄRLOCHER 1999, FUTUYMA 1990), da es die Streuung um den Mittelwert in der gleichen Einheit angibt, die auch die Originaldaten haben. Die in dieser Arbeit verwendete Standardabweichung wurden ausgehend von den Grundgesamtheiten berechnet. Die Berechnung erfolgte nach der Formel:

$$s = \sqrt{\frac{\sum (x_i - \bar{x})^2}{n-1}}$$

x_i = Meßwert

\bar{x} = Mittelwert

n = Anzahl der Meßwerte

2.6.2 Variationskoeffizient cv (relative Standardabweichung)

Bei dem Vergleich der Variation zweier unterschiedlicher Meßreihen, die sich in ihren Mittelwerten unterscheiden, würde der alleinige Vergleich der Standardabweichung zu fehlerhaften Schlüssen führen. Ein Problem stellt auch der Vergleich von Werten ganz unterschiedlicher Einheiten dar (z.B. der Vergleich der Variation der Biomasse mit der Variation der PA-Konzentrationen). Bei solchen Fragestellungen ist ein Maß für die *relative Variation* geeigneter als die durch die Standardabweichung angegebene absolute Variation. Ein Maß für die relative Variation stellt der **Variationskoeffizient** (coefficient of variation, cv), dar. Man kann den cv auch als **relative Standardabweichung** bezeichnen.

Mit dem cv kann man untersuchen, welches von verschiedenen untersuchten Merkmalen eine größere Heterogenität hat. Der cv beschreibt die Standardabweichung, ausgedrückt in Prozent des Mittelwertes. Er ist ein relatives, dimensionloses Streuungsmaß: Da sowohl Mittelwert und Standardabweichung in der selben Einheit gemessen werden, wird in der Formel des cv die Maßeinheit herausgekürzt. Somit sind Werte ganz unterschiedlicher Maßeinheit bezüglich ihrer Variation vergleichbar. Auch Meßreihen mit gleicher Maßeinheit, aber unterschiedlich hohen Mittelwerten werden vergleichbar aufgrund des jeweiligen Bezuges der Standardabweichung zu dem entsprechenden Mittelwert (SACHS 1999).

$$cv [\%] = \frac{s}{\bar{x}} * 100 [\%]$$

cv = Variationskoeffizient

s = Standardabweichung

\bar{x} = Mittelwert

2.6.3 Box-Whiskers-Darstellung

Wenn man die Lage- und Streuungsmaße verschiedener Verteilungen auf einen Blick miteinander vergleichen will, bietet sich die Darstellung der Daten in Form eines Box-Whisker-Plots an (Abb. 12). Die einzelne Stichprobe wird durch ein Rechteck („Box“) dargestellt, der durch den Median (= der Wert, der die Reihe der nach der Größe geordneten Meßwerte halbiert) zweigeteilt wird. Die Ober- und die Untergrenze der Box sind durch das 1. (= untere) und das 3. (= obere) Quartil bestimmt. Das 1. Quartil trennt die 25% kleinsten Werte von den übrigen Werten ab, das 3. Quartil trennt die 25% der größten Werte von den übrigen Werten ab. Das 2. Quartil ist der Median. Innerhalb der Box befinden sich also die Hälfte der Meßwerte. Die Linien, die von der Box abgehen („Whiskers“) trennen die 10% (10%-Perzentil) kleinsten Werte und die 10% größten Werte (90%-Perzentil) von den übrigen ab. Außerhalb der Whiskers liegende Werte werden einzeln dargestellt.

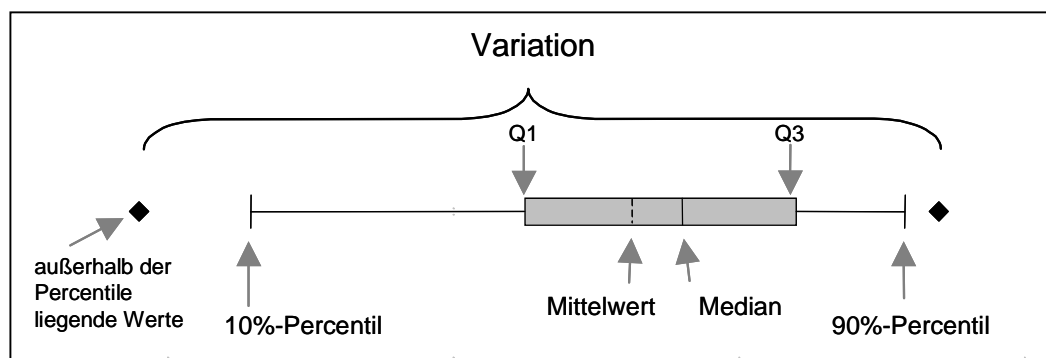


Abb. 12.: Box-Whisker-Darstellung.

Q1= unteres Quartil, Q3 = oberes Quartil.

2.6.4 Korrelationsanalyse

Die Korrelationsanalyse liefert Informationen über die Stärke, Signifikanz und Richtung der Abhängigkeit zweier Faktoren. Über die *Kausalität des Zusammenhanges* muß dann aber unter Berücksichtigung der wissenschaftlichen Erkenntnisse entschieden werden, denn es gibt keinen statistischen Test, der Kausalität beweisen kann. Voraussetzung für die Korrelationsanalyse ist eine zumindestens annähernd lineare Beziehung sowie Normalverteilung der Variablen.

2.6.4.1 Korrelationskoeffizient r

Zur Prüfung der Abhängigkeit zweier Faktoren wird der Maßkorrelationskoeffizient oder Korrelationskoeffizient r angewendet (BÄRLOCHER 1999). r kann Werte zwischen $+1$ und -1 annehmen. Das Vorzeichen beschreibt die Richtung des Zusammenhanges: wenn die zwei Faktoren miteinander zunehmen oder abnehmen, ist r positiv, wenn die Zunahme des einen Faktors verbunden ist mit der Abnahme des anderen Faktors, ist r negativ.

$$r = \frac{\sum (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sqrt{\sum (x_i - \bar{x})^2 \sum (y_i - \bar{y})^2}}$$

x_i = Meßwert des Merkmals x_1 am i -ten Individuum
 y_i = Meßwert des Merkmals x_2 am i -ten Individuum
 \bar{x} bzw. \bar{y} = arithmetische Mittel von x_1 bzw. x_2
 i = Laufindex von 1 bis n

Die Größe des r-Wertes kann zur Signifikanzprüfung verwendet werden. Dabei wird als Freiheitsgrad (*FG*) bei Korrelation von 2 Wertepaaren $FG=n-2$ gesetzt. Ob Signifikanz vorliegt, kann dann aus einer Korrelations-Tabelle mit kritischen r-Werten für den entsprechenden α -und *FG*-Wert abgelesen werden (LOZÁN UND KAUSCH 1998, BÄRLOCHER 1999), oder durch Berechnung des P-Wertes bestimmt werden, wobei Signifikanz dann vorliegt, wenn $P \leq \alpha$ (siehe Anmerkungen zum P-Wert, Kap. 2.6.7). Die Größe von r gibt außerdem die Stärke der Korrelation an (Tab. 7).

Größe von r	Stärke der Korrelation
$ r \leq 0,2$	sehr geringe Korrelation
$0,2 < r \leq 0,5$	geringe Korrelation
$0,5 < r \leq 0,7$	mittlere Korrelation
$0,7 < r \leq 0,9$	hohe Korrelation
$0,9 < r \leq 1$	sehr hohe Korrelation

Tab. 7: Einstufung des Korrelationskoeffizienten r (nach ZÖFEL 2001).

2.6.4.2 Bestimmtheitsmaß r^2

Das Bestimmtheitsmaß r^2 ist der quadrierte Wert des Maßkorrelationskoeffizienten r. r^2 gibt den Grad des Zusammenhanges durch eine positive Zahl zwischen 0 und 1 an. Der Wert drückt dabei aus, welcher Anteil der Veränderungen des einen Merkmals aus der Veränderung des anderen Merkmals erklärt werden kann. Ein r^2 von z.B. 0,49 bedeutet, daß sich 49% der Variation des einen Merkmals erklären läßt aus der Variation des anderen Merkmals. Bei der Korrelationsanalyse sind beide Werte jedoch als gleichwertig zu betrachten, daher kann nicht ausgesagt werden, von welchen Merkmalen die Beeinflussung ausgeht (KÖHLER ET AL. 1996, BÄRLOCHER 1999).

2.6.4.3 Regressionskoeffizient b

Der Regressionskoeffizient b stellt die Steigung der Regressionsgeraden dar. Man erhält b, wenn man die x-und y-Koordinaten von zwei beliebigen Punkten auf der Regressionsgeraden abliest und den Differentialquotienten bildet (KÖHLER ET AL. 1996).

$$b = \frac{y_2 - y_1}{x_2 - x_1}$$

b = Regressionskoeffizient
 x_1 und y_1 = abgelesene Koordinaten des 1. Wertes
 x_2 und y_2 = abgelesene Koordinaten des 2. Wertes

2.6.5 α -Wert

Der α -Wert, auch Fehlerwahrscheinlichkeit oder Signifikanzniveau genannt, ist der kritische P-Wert. Er wird meist auf 0,05 (5%) oder 0,1 (10%) festgelegt und ist die Größe der Wahrscheinlichkeit, mit der eine wahre Nullhypothese fälschlicherweise abgelehnt wird (BÄRLOCHER 1999). Für die Berechnungen der vorliegenden Arbeit wurde, soweit nicht anders angegeben, $\alpha = 0,05$ verwendet.

2.6.6 t-Test

Mit dem t-Test können zwei Stichproben auf Signifikanz in der Unterschiedlichkeit der Mittelwerte untersucht werden. Voraussetzung für diesen Test ist Unabhängigkeit der Stichproben und zumindest annähernde Normalverteilung. Wenn der berechnete t-Wert größer ist als der in einer t-Verteilungstabelle ablesbare kritische t-Wert (für jeweils den gewünschten α -Wert und der Anzahl der dem Versuch entsprechender Freiheitsgraden), dann sind die Mittelwerte der beiden Stichproben signifikant unterschiedlich (die Nullhypothese, daß es keine Unterschiede gibt, wird dann abgelehnt). Das Vorliegen von Signifikanz kann auch durch Berechnung des P -Wertes bestimmt werden. Signifikanz liegt vor, wenn $P \leq \alpha$ (siehe Anmerkungen zum P -Wert, Kapitel 2.6.7). Die Prüfung auf Signifikanz erfolgte für die Versuche dieser Arbeit jeweils mit einem zweiseitigen t-Test.

Berechnung von t:

$$t = \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}{s^2} * \sqrt{\frac{n_1 * n_2}{n_1 + n_2}}$$

\bar{x}_1, \bar{x}_2 = Mittelwerte der Stichproben 1 und 2

n = Anzahl der Stichproben

s^2 = empirische Varianz

$$s = \sqrt{\frac{(n_1 - 1) * s_1^2 + (n_2 - 1) * s_2^2}{n_1 + n_2 - 2}}$$

2.6.7 P-Wert

Eine weitere Möglichkeit zur Bestimmung der Signifikanz, neben der Ablesung kritischer Tabellenwerte, ist die Betrachtung des P -Wertes. Statistische Computerprogramme liefern diesen Wert, der ein Maß der Stärke von Signifikanz ist und durch Einteilung in verschiedene Signifikanzbereiche (Tab. 8) eine detailliertere Aussage über die vorliegende Signifikanz erlaubt. Wenn $P \leq \alpha$, ist die Nullhypothese, derzufolge es keine signifikanten Unterschiede gibt, zu verwerfen und es liegt Signifikanz vor (STAHEL 2000). Wenn nicht anders angegeben, werden die Signifikanzen in dieser Arbeit für $\alpha = 0,05$ bestimmt.

P -Wert	Signifikanz (für $\alpha = 0,05$)	Darstellungsweise in dieser Arbeit
$P > 0,05$	nicht signifikant	n.s.
$0,05 \leq P > 0,01$	schwach signifikant	*
$0,01 \leq P > 0,001$	stark signifikant	**
$P \leq 0,001$	sehr stark signifikant	***

Tab. 8: Bedeutung des P -Wertes für die Signifikanz (nach SOKAL UND ROHLF 1995, ERBEN 1998, STAHEL 2000).

2.6.8 Einfache Varianzanalyse (Anova)

Wenn mehr als 2 Stichproben auf signifikante Unterschiede hin überprüft werden sollen, bietet sich die Varianzanalyse (Anova) an. Es handelt sich hierbei um einen auf mehrere Grundgesamtheiten erweiterten t-Test, mit dem mehrere Mittelwerte gleichzeitig verglichen werden können. Der Begriff Varianzanalyse ist etwas mißverständlich, denn es werden hier nicht Varianzen, sondern die Mittelwerte verschiedener Proben auf signifikante Unterschiede hin untersucht. Der Begriff Varianzanalyse rührt daher, daß die Grundlage des Verfahrens die Berücksichtigung der Varianz der Mittelwerte und die Zerlegung der Gesamtvarianz ist. Mittels der Varianzanalyse wird die Gesamtvariabilität der Stichproben (Gruppen) in folgende zwei Bestandteile zerlegt:

- a) den Bestandteil der Streuung, der auf die Variabilität *innerhalb der Gruppen* beruht (auch Zufallsvariabilität genannt) sowie
- b) den Bestandteil der Streuung, der auf der Variabilität *zwischen den Gruppen* beruht.

Bewegen sich Streuungen zwischen den Gruppen in der gleichen Größe wie die Streuungen innerhalb der Gruppen, so kann man keine signifikanten Mittelwertunterschiede zwischen den Gruppen annehmen. Die Unterschiede zwischen den Gruppen wären dann nur zufällig. Wenn die Streuung zwischen den Gruppen allerdings größer ist als die Streuung innerhalb der Gruppen, dann kann man nicht mehr annehmen, daß die Gruppenmittelwerte nur zufällig unterschiedlich sind, und die Unterschiede werden als signifikant bezeichnet.

Für die Durchführung einer Anova müssen bestimmte Voraussetzungen erfüllt sein (SOKAL UND ROHLF 1995, KÖHLER ET AL 1996):

1. Unabhängigkeit der Stichprobenentnahme:
Wenn bei der Planung und Durchführung des Versuches auf Randomisierung geachtet wurde, ist diese Anforderung in der Regel erfüllt.
2. Normalverteilung der Fehlervarianzen:
Die Erfüllung dieser Voraussetzung wird mit SPSS oder Excel anhand des Kolmogorov-Smirnov-Anpassungstests (ZÖFEL 2001) geprüft. Dabei ist die Nullhypothese, daß die untersuchte Variable normalverteilt ist (GELBRICH 1998).
3. Homogenität der Varianzen:
Die Varianzen der in der Anova verglichenen Grundgesamtheiten muß gleich sein (Homoskedastizität). Zur Überprüfung wurde die entsprechende Analysefunktion (Homogenitätstest) von SPSS genutzt (Levene-Test auf Gleichheit der Fehlervarianzen) (JANSSEN UND LAATZ 1999). Wenn keine Homogenität vorliegt, kann man durch geeignete Transformation der Daten (z.B. Log-Transformation) versuchen, Homoskedastizität herbeizuführen. Die Durchführung der Anova ist im Falle der nach Transformation vorliegenden Varianzhomogenität dann mit den transformierten Daten möglich. Bei der Transformation der Daten sind jedoch bestimmte Voraussetzungen zu beachten (LOZÁN UND KAUSCH 1998). So dürfen keine negativen Logarithmen entstehen, weshalb in solch einem Fall zu allen Ausgangswerten 1 addiert werden muß.

Die ANOVA-Berechnungen wurden mit SPSS oder dem Statistik-Modul von Excel 2000 durchgeführt. Der Test erfolgte zweiseitig. Eingehende Beschreibungen des Testverfahrens und der von den Programmen verwendeten Formeln findet sich in

SOKAL UND ROHLF (1995), KÖHLER ET AL (1996) und ERBEN (1998). Die Programme liefern einen P -Wert, der die Beurteilung der Signifikanz erlaubt. Bei einem Signifikanzwert $P \leq \alpha$ liegt Signifikanz vor. Der P -Wert erlaubt auch hier eine Aussage über die Stärke der Signifikanz (siehe Anmerkungen zum P -Wert, Kapitel 2.6.7).

2.6.9 Heritabilität

An den Pflanzen am natürlichen Standort in Meijendel wurde die Heritabilität (der Erblichkeitsgrad) bezüglich der PA-Konzentrationen bestimmt (Kap. 3.7.5.4). Die Heritabilität h^2 eines Merkmals ist der Anteil der phänotypischen Varianz, der auf genetischer Variation beruht. In dieser Arbeit wird die *Heritabilität im weiteren Sinne* („broad sense heretability“ oder „clonal repeatability“) bestimmt (SMITH 1992, SILVERTOWN UND DOUST 1993, FALCONER UND MACKAY 1996). Die totale phänotypische Varianz V_P ist die eigentliche, sichtbare Varianz. Sie setzt sich aus der genotypischen Varianz V_G und der umweltbedingten Varianz V_E zusammen:

$$V_P = V_G + V_E$$

V_P = totale phänotypische Varianz
 V_G = genotypische Varianz
 V_E = umweltbedingte Varianz
 (=gesamte epigenetische Variation)

Die Heritabilität h^2 (*Heritabilität im weiteren Sinne*) ist der Quotient aus der genotypischen Varianz V_G und der totalen phänotypischen Varianz V_P :

$$h^2 = V_G / V_P \quad h^2 = \text{Heritabilität}$$

Die genetische Varianz V_G setzt sich selbst aus einer Reihe von Varianzen zusammen, die aber durch das in dieser Arbeit durchgeführte Experiment nicht einzeln aufgeschlüsselt werden können:

$$V_G = (V_A + V_D + V_M + V_I)$$

V_A = die additive genetische Varianz. Nur dieser Bestandteil von V_G unterliegt direkt dem Einfluß natürlicher und künstlicher Selektion

 V_D = Dominanzvarianz. Sie wird durch die Wechselwirkungen zwischen Allelen verursacht und kann nicht durch Selektion direkt beeinflusst werden

 V_M = Maternal bedingte Varianz

 V_I = Interaktionsvarianz. Sie ist vorhanden, wenn die Genorte epistatisch in ihrem Einfluß auf den Phänotyp interagieren

Die *Heritabilität im engeren Sinne* ist $h^2 = V_A / V_P$ und ist vor allem für Untersuchungen von Züchtungsergebnissen wichtig, da züchterisch nur V_A und nicht die anderen Variationsbestandteile von V_G direkt beeinflusst werden können. h^2 kann man messen, wenn man eine Anzahl verschiedener Genotypen kloniert und zufallsverteilt unter gleichen Bedingungen heranwachsen läßt, die Varianz der Genotypmittelwerte schätzt und diesen Wert durch die Summe aus der Varianz zwischen den Klonen

und der durchschnittlichen Varianz innerhalb der Klone teilt (siehe unten, Rechenschritt 5). Die Varianz zwischen den Klonen beruht, wenn die Klone unter gleichen Umweltbedingungen aufwachsen, hauptsächlich auf Unterschieden zwischen den Genotypen und kann daher als eine Schätzung von V_G betrachtet werden.

Die Berechnungen erfolgen nach SOKAL UND ROHLF (1995). Um die Berechnungen verständlicher zu machen, ist im Folgenden neben den Formeln auch die Berechnung von h^2 für die PA-Konzentration (Kap. 3.7.5.4) mit angegeben. Zur Berechnung von h^2 ist die Durchführung einer einfachen Varianzanalyse (ANOVA) notwendig. Dabei wird die Varianz der PA-Konzentrationen innerhalb und zwischen den Klonen berechnet. Im Folgenden werden die einzelnen Rechenschritte zur Berechnung von h^2 beschrieben:

1) Bestimmung der Summen und Quadratsummen der PA-Konzentrationen

Klon	\bar{x} (Mittel der PA-Konzentration in mg/g TG)	\bar{x}^2 (Mittel der PA-Konzentration in (mg/g TG) ²)
3	2,073	4,297
10	1,932	3,731
16	1,516	2,300
19	2,265	5,130
Σ	7,786	15,458

Tab. 9: Summen und Quadratsummen der PA-Konzentrationen von den Rosettenpflanzen des Standortes FS im 2. Jahr nach der Anpflanzung. Als PA-Konzentrationen werden für die jeweiligen Klone die Mittelwerte der einzelnen Pflanzen eingetragen.

2) Durchführung einer einfachen ANOVA

	Quadrat-summe	df	Mittel der Quadrate (MS)	F-Wert	Signifikanz (P-Wert)
Zwischen den Gruppen (Klonen)	4,784	3	1,595	3,962	0,011
Innerhalb der Gruppen (Klonen)	28,977	72	0,402		
Gesamt	33,761	75			

Tab. 10: Ergebnis der ANOVA bezüglich der PA-Konzentration von Rosettenpflanzen.
df= Freiheitsgrade. Der F-Wert und der P-Wert wird durch die ANOVA nur zwischen den Gruppen angegeben.

3) Bestimmung der durchschnittlichen Probengröße n_o

$$n_o = \frac{1}{\alpha - 1} * \left(\sum_{i=1}^{\alpha} n_i - \frac{\sum_{i=1}^{\alpha} n_i^2}{\sum_{i=1}^{\alpha} n_i} \right)$$

α = Anzahl der untersuchten Gruppen
 n_i = Mittelwert der i -ten Gruppe
 i = Laufindex von 1 bis n

$$n_o = \frac{1}{4 - 1} * \left(7,786 - \frac{15,458}{7,786} \right) = 1,934$$

n_o muß kleiner sein als \bar{n} (\bar{n} = arithmetisches Mittel aller Proben). Zur Kontrolle der richtigen Berechnung von n_o sollte dieses überprüft werden:

$$n_o < \bar{n}, \bar{n} = 1,947$$

$$\bar{n} = \text{arithmetisches Mittel aller Proben} (= 7,786:4)$$

4) Bestimmung der Varianz der Genotypenmittelwerte (Varianzkomponente zwischen den Gruppen)

$$S_Z^2 = \frac{MS_{\text{zwischen}} - MS_{\text{innerhalb}}}{n_o} = \frac{1,595 - 0,402}{1,934} = 0,617$$

MS = mean square = Mittel der Quadrate, wird von der Anova-Berechnung ausgegeben.

S_Z^2 = Varianzkomponente zwischen den Gruppen

5) Bestimmung von h^2

$$h^2 = \frac{S_Z^2}{S^2 + S_Z^2} = \frac{0,617}{0,402 + 0,617} = 0,6055$$

$S^2 = MS_{\text{innerhalb}}$ = Varianz innerhalb der Gruppen

Der h^2 -Wert von 0,6055 für die PA-Konzentration bedeutet, daß 60,55% der totalen phänotypischen Variation durch die genotypische Variation der Pflanzen verursacht wird. Nicht genetisch bedingt sind demnach die übrigen 39,4% der phänotypischen Variation. Zur weiteren Interpretation von h^2 siehe Kap. 3.7.5.4.

3 Ergebnisse

3.1 Trennung und Quantifizierung der PAs von *Senecio jacobaea* L.

Die Trennung und Quantifizierung der Senecio-PAs ist bereits gut beschrieben worden (TOPPEL ET AL. 1987, WITTE ET AL. 1992). In dieser Arbeit sollen *Senecio jacobaea* - Pflanzen und Organe hinsichtlich ihrer PA- Konzentrationen und PA-Muster vergleichend untersucht werden. Ein wesentlicher Gesichtspunkt ist die PA-Variabilität. Besonders wichtig ist daher, daß die verwendete Analytik selbst eine geringe Variabilität besitzt und über den gesamten Meßzeitraum konstant und reproduzierbar gehalten werden konnte.

Es war daher notwendig, die in dieser Arbeit verwendeten Verfahren auf Reproduzierbarkeit und Zuverlässigkeit zu testen. In den folgenden Unterkapiteln sind die durchgeführten Untersuchungen bezüglich des Extraktionsverfahrens und der GC-Analytik dargestellt. Aufgrund dieser Ergebnisse konnten die Verfahren für die PA- Analysen optimiert werden. Die letztlich verwendeten Verfahren sind im Methodenteil (Extraktionsverfahren im Kap. 2.4.2, gaschromatographische Verfahren im Kap. 2.5.1) angegeben.

3.1.1 Optimierung des Extraktionsverfahrens

3.1.1.1 Auswahl des Extraktionsmittels

In der Literatur werden verschiedene Extraktionsverfahren und Extraktionsmittel beschrieben (MATTOCKS 1961, RAMSDELL UND. BUHLER 1979, TOPPEL ET AL. 1987, WITTE ET AL. 1992). Routinemäßig erschien die Extraktion mit HCL oder H₂SO₄ am besten geeignet, da sie bei Raumtemperatur und mit relativ geringem Zeitaufwand durchgeführt werden kann.

In einem Vorversuch wurde untersucht, welches dieser beiden Extraktionsmittel am besten für eine gute quantitative und qualitative Reproduzierbarkeit der Extraktionen und einer möglichst hohen PA-Ausbeute geeignet ist. Die Extraktionsmittel wurden in aus der Literatur bewährten Konzentrationen eingesetzt: 1N HCL und 0,1 N H₂SO₄. Alle Extraktionen wurden mit dem selben Ausgangsmaterial (fein gemörserte, gefriergetrocknete Blütenköpfchen von *S. jacobaea*) durchgeführt. Mit jedem Extraktionsmittel wurden 3 getrennte Extraktionen wie in Kap. 2.4.2 beschrieben durchgeführt, allerdings mit der Abweichung, daß hier pro Extraktion ein einziger Extraktionsschritt durchgeführt wurde. Das Pellet mit dem Pflanzenmaterial wurde also nach der Zentrifugation nicht wieder resuspendiert. Die Ergebnisse sind in Tab. 11 dargestellt.

PA Nr.	Alkaloid	Extraktion in 1N HCL			Extraktion in 0,1N H ₂ SO ₄		
		Extraktion Nr.			Extraktion Nr.		
		1	2	3	1	2	3
2	Senecionin	3,0	2,9	2,7	2,7	2,9	2,7
3	Seneciphyllin	11,7	11,1	9,9	9,3	9,7	9,6
5	Integerrimin	6,2	6,2	5,9	5,6	5,9	5,6
4	Spartioidin	0,3	0,3	0,3	0,2	0,2	0,2
7	Jacobin	28,3	33,8	33,0	34,0	34,8	35,0
10	Jacolin	4,7	3,7	3,7	2,3	1,6	1,2
12	Jaconin	8,0	1,0	0,4	0,0	0,0	0,0
13	Jacozin	6,4	6,4	6,2	5,6	5,7	5,8
18	Erucifolin	28,3	31,6	34,5	37,1	36,2	36,5
22	Usaramin	1,9	1,9	2,3	1,9	1,8	2,1
24a	Eruciflorin	1,2	1,2	1,2	1,3	1,2	1,3
		100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Gesamt-PA- Konzentration in mg/g TG		4,55	4,68	4,71	4,99	4,89	5,02
		\bar{x} : 4,65	s: 0,0726	cv: 1,56%	\bar{x} : 4,97	s: 0,0538	cv: 1,08%

Tab. 11: Einfluß des Extraktionsmittels auf die gemessenen PA- Konzentrationen und PA- Muster.

Angaben in % des relativen PA- Gehaltes. Dargestellt sind die Ergebnisse von jeweils 3 Extraktionen mit HCl oder H₂SO₄. Für alle Extraktionen wurde das gleiche Pflanzenmaterial (Blütenköpfchen) verwendet. \bar{x} = Mittelwert, s= Standardabweichung, cv [%]= relative Standardabweichung (=Variationskoeffizient).

Mit der HCl-Extraktion wird eine um ca. 7% geringere Gesamt-PA-Konzentration gemessen als mit der H₂SO₄-Extraktion. Die Schwankung zwischen den Messungen (angegeben durch die relative Standardabweichung cv) sind bei der Extraktion mit HCl um über 40% höher als bei der Extraktion mit H₂SO₄. Bei der qualitativen Ausbeute unterscheiden sich die Extraktionsmittel ebenfalls: bei der Extraktion mit HCl wird weniger Erucifolin extrahiert. Jaconin konnte nur bei der Extraktion mit HCl nachgewiesen werden -es scheint sich hierbei um ein Artefakt zu handeln. Anhand des Unterschiedes in den relativen PA-Anteilen zwischen den beiden Extraktionsmethoden läßt sich vermuten, daß während der HCl-Extraktion aus dem Epoxid Jacobin durch Chlorolyse das Jaconin entsteht. Dieses geschieht bei den 3 Extraktionen in HCl jedoch in unterschiedlichem Ausmaß. Die Halogenierung der PAs wird auch von RAMSDELL U. BUHLER (1979) beschrieben, hier aber bei der Elution von der Trennsäule: die Elution mit CH₂HBr führte dabei zur Halogenierung von PAs, die Epoxid-Bindungen enthielten.

Aufgrund dieser Ergebnisse wurden die Analysen für die Versuche der Kap. 3.2 bis Kap. 3.7 standardmäßig mit 0,1 N H₂SO₄ durchgeführt. Eine Ausnahme stellt die in Kap. 3.5.1 dargestellte Populationsuntersuchung dar, die zeitlich vor der Optimierung des Extraktionsverfahrens durchgeführt wurde.

3.1.1.2 Bestimmung der notwendigen Anzahl von Resuspendierungen bei der Extraktion

Ziel des folgenden Versuches war, die Anzahl der Extraktionschritte für eine quantitative Extraktion festzulegen. Es wurden nach Kap. 2.4.2 zwei Extraktionen mit dem selben Ausgangsmaterial (fein gemörserte, gefriergetrocknete Blütenköpfchen von *S.jacobaea*) mit 0,1 N H₂SO₄ als Extraktionsmittel durchgeführt. Bei der Extraktion wurden, abweichend zu Kap. 2.4.2, insgesamt 5 mal Resuspendierungen durchgeführt. Die 1. bis 4. Überstände wurden vereinigt, die 5. und 6. Überstände getrennt gesammelt. In Tab. 12 wird angegeben, wieviel µg der einzelnen PAs pro g TG Pflanzenmaterial sich in den Überständen befanden.

PA Nr.	Alkaloid	Extraktion 1			Extraktion 2		
		PA-Konzentration[µg/gTg] im: 1-4. Überstand	5. Überstand	6. Überstand	PA-Konzentration[µg/gTg] im: 1-4. Überstand	5. Überstand	6. Überstand
1	Senecivernin	<1%	0	0	<1%	0	0
2	Senecionin	97	0	0	91	0	0
3	Seneciphyllin	459	23	9	395	7	5
4	Spartiodin	<1%	0	0	<1%	0	0
5	Integerrimin	270	0	0	255	0	0
7	Jacobin	1482	20	0	1499	13	0
8	Riddelliin	<1%	0	0	<1%	0	0
10	Jacolin	127	0	0	111	0	0
12	Jaconin	47	0	0	<1%	0	0
13	Jacozin	265	0	0	269	0	0
14	Dihydrojacobin	<1%	0	0	<1%	0	0
15	Retrorsin	<1%	0	0	<1%	0	0
18	Erucifolin	1442	0	0	1431	0	0
20	Dehydrojaconin	<1%	0	0	<1%	0	0
21	Dihydrojaconin	<1%	0	0	<1%	0	0
22	Usaramin	88	0	0	94	0	0
24	Otosenin	<1%	0	0	<1%	0	0
25a	Eruciflorin	68	0	0	50	0	0
26	Acetyljacolin	49	0	0	<1%	0	0
	Gesamt-PA-Gehalt in µg/g TG	4441	44	9	4252	21	5
	Gesamt-PA-Gehalt bezogen auf die 1.-4. Überstände in %	100%	0,99%	0,20%	100%	0,49%	0,11%
	Gesamt-PA-Gehalt bezogen auf die 1.-6. Überstände in %	98,82%	0,98%	0,20%	99,39%	0,49%	0,12%

Tab. 12: Extraktion der PAs in Abhängigkeit von der Anzahl der Resuspendierungen.

Das verwendete Pflanzenmaterial (Blütenköpfchen) wurde fein gemörsert und danach für beide Extraktionen dieses Versuches verwendet. Die 1. bis 4. Überstände wurden vereinigt und dann gemessen, die 5. und 6. Überstände wurden einzeln gemessen. <1%: relativer PA- Gehalt lag unter 1% des Gesamt- PA- Gehaltes.

In dem 5. Überstand befanden sich weniger als 1 % der PAs der vereinigten 1.-4. Überstände. In dem 6. Überstand sind nur noch 0,11-0,2 % im Verhältnis zu den im 1.- 4. Überstand erhaltbaren PAs zu finden. Dieser Versuch gibt außerdem Auskunft über die Löslichkeit der verschiedenen PAs. Die PAs sind unterschiedlich gut löslich in 0,1 N H₂SO₄. Dieses ist an den unterschiedlichen PA-Mustern der einzelnen

Überstände zu erkennen. Erucifolin löst sich von den Hauptalkaloiden Erucifolin, Jacobin und Seneciphyllin am besten, da im 5. Überstand bereits kein Erucifolin mehr zu finden ist. Jacobin löst sich etwas schlechter, da im 5. Überstand noch Jacobin nachweisbar ist. Von den 3 Hauptalkaloiden hat sich Seneciphyllin am schlechtesten gelöst, denn im 6. Überstand befindet sich nur noch Seneciphyllin in nachweisbaren Mengen. Aufgrund dieser Ergebnisse wurden für die Extraktionen dieser Arbeit standardmäßig 3 Resuspendierungen (insgesamt 4 Überstände vereinigt) durchgeführt; sie reichen aus, um rund 99% der in 5 Resuspendierungen (insgesamt 6 Überstände vereinigt) extrahierbaren PAs zu erhalten.

3.1.1.3 Reproduzierbarkeit des Extraktionsverfahrens

Zur Feststellung der Reproduzierbarkeit des Extraktionsverfahrens wurde 10 mal von dem selben Pflanzenmaterial (fein gemörserte, gefriergetrocknete Blütenköpfchen von *S. jacobaea*) eine Extraktion durchgeführt. Die Abweichungen zwischen den Meßergebnissen der einzelnen Extraktionen geben Auskunft über die Schwankungen, die durch das Extraktionsverfahren bedingt sind und nicht auf der Variabilität des Probenmaterials beruhen.

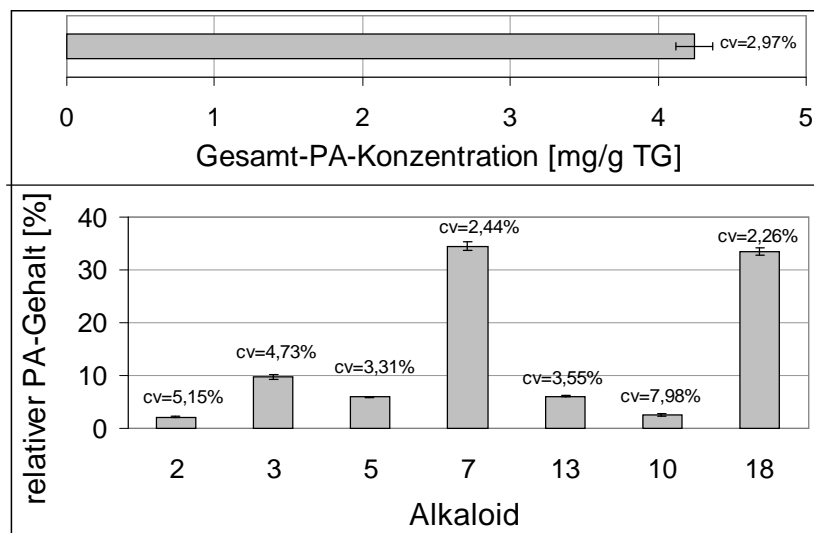


Abb. 13: Extraktionsbedingte Schwankungen in der PA-Bestimmung.

Angegeben sind die Mittelwerte und die Standardabweichungen von 10 Extraktionen des selben Ausgangsmaterials (Blütenköpfchen von *S. jacobaea*). Die Ergebnisse sind auch Tab. 38 im Anhang zu entnehmen. Die Zuordnung der Nummern zu den PAs sind in Tab. 13 und im Faltblatt (Abb. 101) am Ende der Arbeit angegeben. cv[%]= relative Standardabweichung.

Die Schwankungsbreite zwischen den Extraktionen ist für die einzelnen PAs unterschiedlich hoch. Die PAs mit den geringsten relativen PA- Gehalten (unter 3% relativer PA- Gehalt) schwanken mit relativen Standardabweichungen zwischen 5,1% bis 8,0% am stärksten, die Hauptalkaloide (> 30% relativer PA- Gehalt) mit unter 2,5% am geringsten. Beachtet werden muß allerdings, daß die extrahierten Proben neben dem Extraktionsverfahren zusätzlich auch noch dem Meßverfahren und damit den Meßfehlern der GC-Analytik unterlagen. Hier besteht also eine zusätzliche Quelle von verfahrensbedingten Schwankungen, die in die hier dargestellten Ergebnisse mit eingeflossen sind. Zur Feststellung der Größe des Meßfehlers, der alleinig durch das GC- Meßverfahren bedingt ist, wurde eine einzelne Probe 10 mal nacheinander am GC gemessen. Die Ergebnisse sind im Kap. 3.1.2.3 dargestellt.

3.1.2 Optimierung des gaschromatographischen PA- Nachweises

Um das Ziel einer hohen Reproduzierbarkeit in der GC-Analytik über den mehrere Jahre dauernden Meßzeitraum zu gewährleisten, wurden Gasdrücke, Gasflüsse und Splitteinstellungen der Gaschromatographen regelmäßig kontrolliert. Als ein sensibler Bereich mit einer hohen Tendenz zur Verfälschung von Meßergebnissen hat sich der Injektorbereich des GCs erwiesen. Zur Eingrenzung möglicher Fehlerquellen wurde eine Reihe von Versuchen an Bauteilen des Injektorbereiches der Gaschromatographen durchgeführt (Abb. 14). Fehlerquellen, die eine korrekte Bestimmung der Konzentrationen der verschiedenen PAs verhindert hätten, konnten so erkannt und durch entsprechende Veränderungen ausgeschlossen werden.

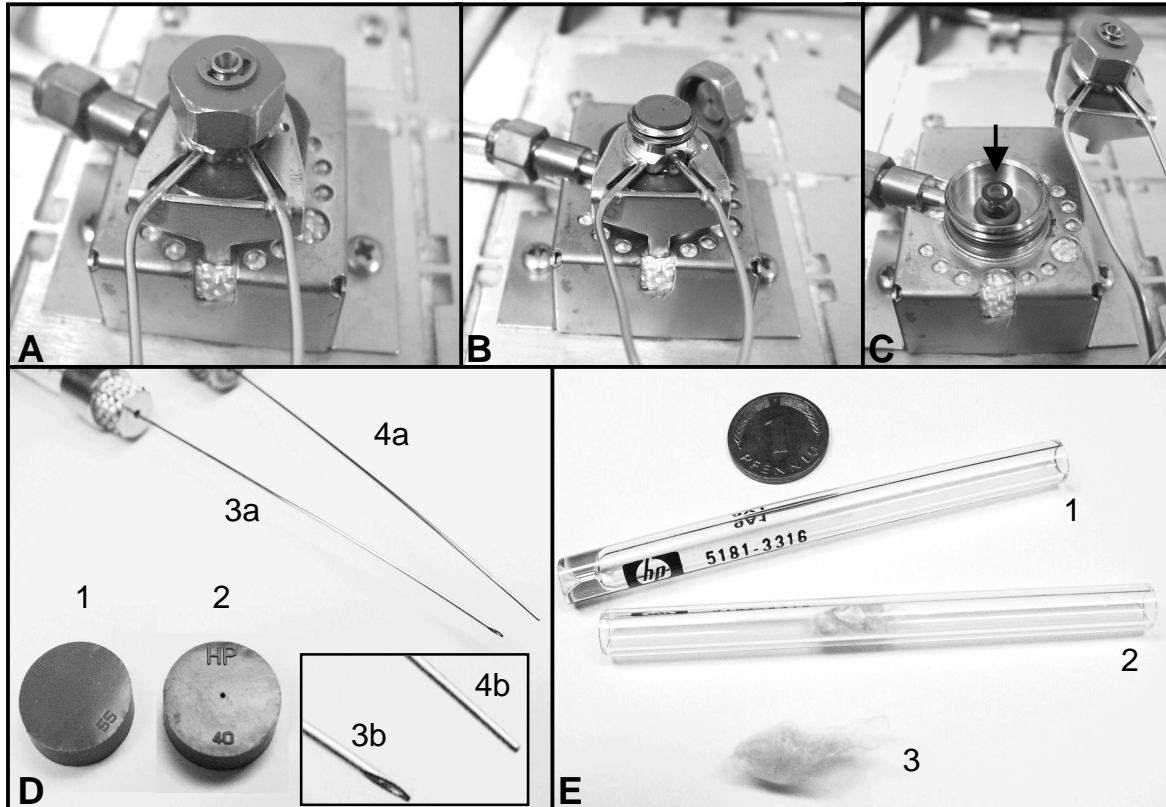


Abb. 14: Bauteile und Zubehör der Gaschromatographen, die für eine reproduzierbare PA-Bestimmung von Bedeutung sind.

A: Injektorblock in Gesamtansicht

B: Septumhalterung (grün) abgeschraubt, Septum (rot) sichtbar

C: gesamter Split/Splitlos-Einsatz abgeschraubt. Sichtbar (siehe Pfeil) ist der Liner

D: D1. Septum ohne Bohrung (Hewlett Packard Nr. 5181-1263)

D2. Septum mit partieller Bohrung (Hewlett Packard Nr. 5181-3383)

D3 und D4: Hamilton-Injektionsnadeln für die manuelle Injektion:

D3a, 3b (Detail): Hamilton Spitzenform Nr. 1: Anschliff von 17° und leicht nach innen gebogen. Diese Form ist die am häufigsten verwendete Spitzenform für unperforierte Septen.

D4a, 4b (Detail): Hamilton Spitzenform Nr. 3, Anschliff von 90°, elektrolytisch abgerundet. Diese Spitzenform hat sich als ideal in Verbindung mit den perforierten Septen erwiesen

E: E1: Für die Versuche dieser Arbeit verwendeter Linertyp (Hewlett Packard Nr. 5181-3316), an der unteren Seite verjüngt, ohne Glaswollfüllung

E2: Gerader Liner mit Glaswollfüllung (Hewlett Packard Nr. 19251-60540)

E3: Glaswollfüllung.

3.1.2.1 Probenaufgabe

Bei Meßwiederholungen einzelner Proben wurden starke Schwankungen in der Quantität bestimmter PAs festgestellt. Dabei war vor allem die DB 17-Säule betroffen, und dort vor allem Jacozin (PA 13) und Erucifolin (PA 18). Da einige PAs, so z.B. Erucifolin, ausschließlich über die DB17 von anderen PAs getrennt werden kann (siehe Abb. 23 und Tab. 13), mußte die Ursache für die Schwankungen näher untersucht werden. Eine genauere Betrachtung ergab, daß während der Probeninjektion Gummiteile aus dem Septum ausgestochen werden und zusammen mit der Probe in den Liner gelangen. Diese Gummiteile geben beim Erhitzen im Injektor Kohlenwasserstoffe ab, die mit der verdampften Probe auf die GC-Säule gelangen und sich aufgrund identischer RIs mit bestimmten PAs überlagern können. Mit dem folgenden Versuch sollte herausgefunden werden, welche PAs in der GC-Analyse mit den GC-Säulen DB1 und DB17 durch die Gummiteile der Septen gestört werden. Dafür wurde als Probe 1 µl Heliotrin (Konzentration 1 µg/µl) zusammen mit etwas Seneciophyllin (PA 3) und Jacolin (PA 10) als Retentionsmarker in einer Injektionspritze aufgenommen. Danach wurde mit der Injektionsnadel der gefüllten Spritze 10 mal ein Septum durchstochen. Die so ausgestanzten und noch in der Nadel befindlichen Gummiteile wurden zusammen mit den Markern durch das Septum des Injektors in den Liner injiziert und gemessen. Die folgenden Abbildungen stellen für die beiden verwendeten GC-Säulen DB1 (Abb. 15) und DB17 (Abb. 16) dar, für welche PAs mit Überlagerungen durch von den Septumbestandteilen verursachten Peaks gerechnet werden muß.

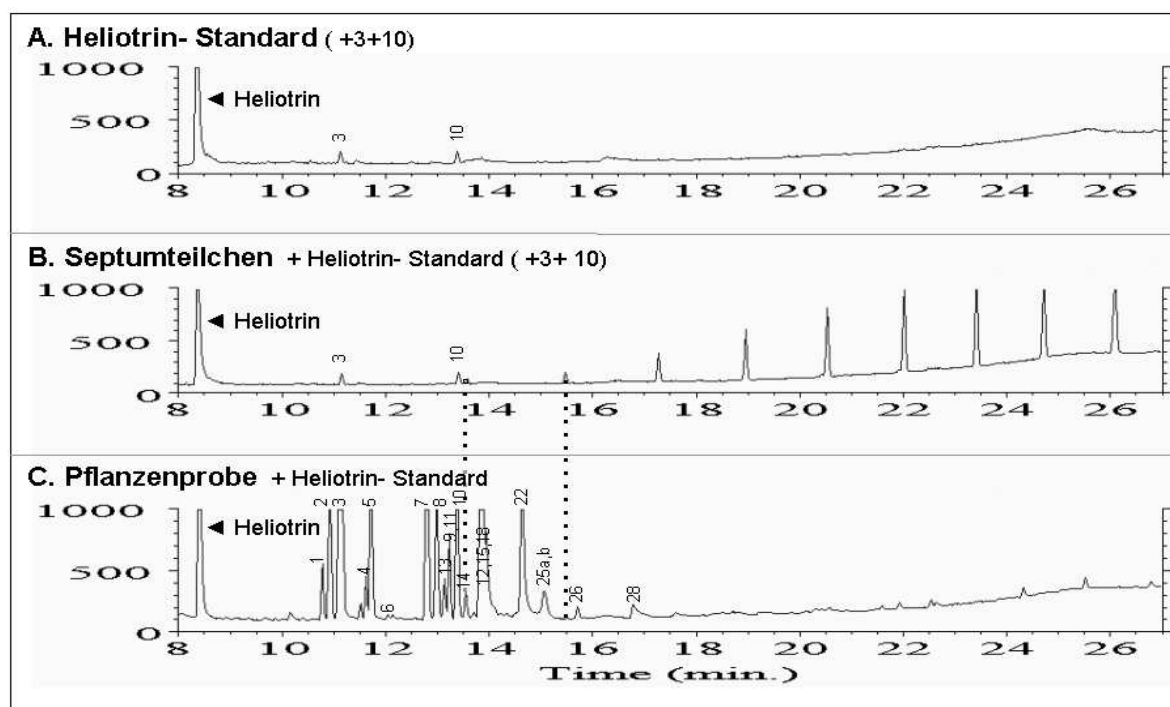


Abb. 15: Verfälschung der GC-Analyse der PAs durch Septumbestandteile auf der DB1-Säule.

Die Nummern bezeichnen die einzelnen PAs. Die Zuordnung der Nummern zu den PAs sind in Tab. 13 und im Faltblatt am Ende der Arbeit (Abb. 101) angegeben.

..... = gestörte Positionen im Chromatogramm

A: Heliotrin-Standard mit PA 3 und PA 10 zur Retentionsbestimmung

B: Septumteilchen mit Heliotrin-Standard, PA 3 und PA 10 zur Retentionsbestimmung

C: Pflanzenprobe (Wurzel von *S. jacobaea*, extrahiert nach Kap. 2.4.2) zum Vergleich.

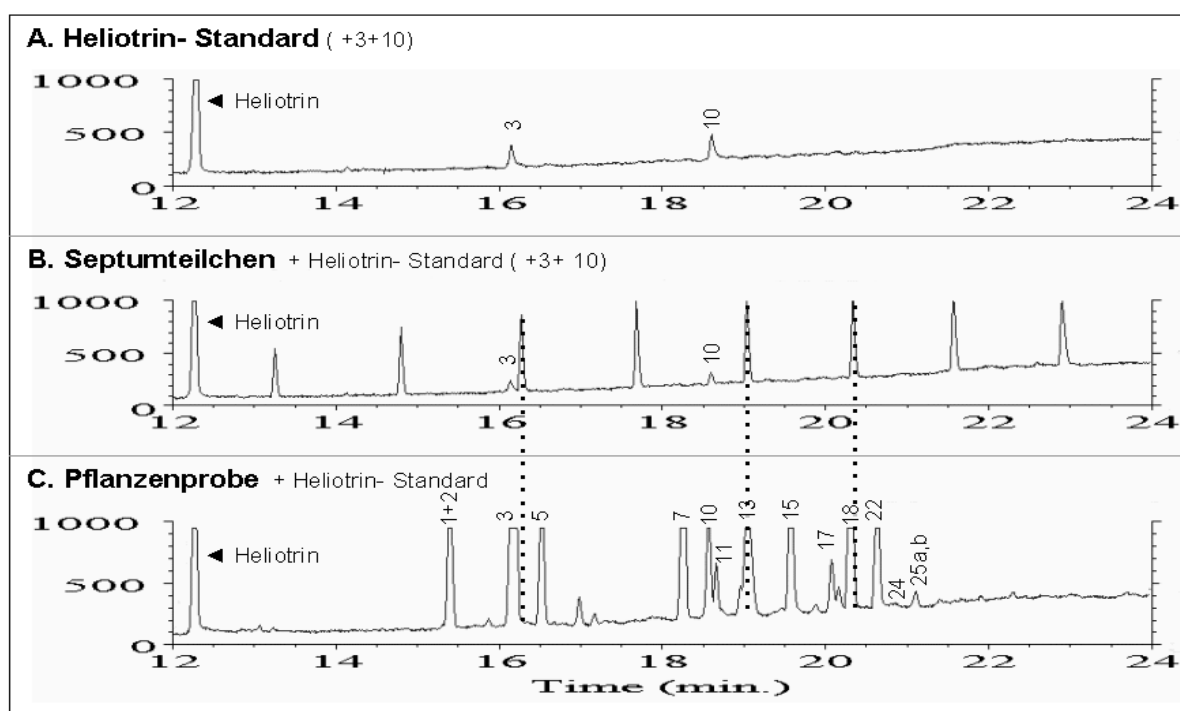


Abb. 16: Verfälschung der GC-Analyse der PAs durch Septumbestandteile auf der DB17-Säule.

Die Nummern bezeichnen die einzelnen PAs. Die Zuordnung der Nummern zu den PAs ist in Tab. 13 und im Faltblatt am Ende der Arbeit (Abb. 101) angegeben.

..... = gestörte Position im Chromatogramm

A: Heliotrin-Standard mit PA 3 und PA 10 zur Retentionsbestimmung

B: Septumteilchen mit Heliotrin-Standard, PA 3 und PA 10 zur Retentionsbestimmung

C: Pflanzenprobe (Wurzel von *S. jacobaea*, extrahiert nach Kap. 2.4.2) zum Vergleich.

Auf der DB1 wird Dihydrojacobin (PA 14) durch die Kohlenwasserstoff Peaks der Septumteile gestört. Ansonsten werden die Kohlenwasserstoffe bei der DB1 erst nach den PAs eluiert, so daß die Quantifizierung durch Septumbestandteile mit dieser einen Ausnahme nicht gestört wurde. Auf der DB17 gibt es für die PAs Seneciphyllin (PA 3), Jacozin (PA 13) und Erucifolin (PA 18) Überlagerungen mit den Kohlenwasserstoffen der Septumteile. Da Seneciphyllin und Jacozin in dieser Arbeit mit der DB1 gemessen werden (siehe Tab. 13), stellen diese Überlagerungen keine Probleme dar. Für Erucifolin ist die Überlagerung jedoch ein großes Problem, da dieses PA nur auf der DB 17-Säule von Jaconin (PA 12) und Retrorsin (PA 15) getrennt werden kann.

Es wurde daher nach einer Injektionsmethode gesucht, die die Abgabe von Septumbestandteilen in den Liner während der Injektion am GC vermeidet. Die Lösung bestand in der Verwendung von perforierten Septen (Abb. 14, D2) und abgerundeten Injektionsnadeln (Abb. 14, D4a,b). So werden bei der Probeninjektion keine Septumteile ausgestanzt. Die perforierten Septen waren druckdicht gegenüber dem Vorsäulendruck, so daß sich die GC-Bedingungen mit diesen Septen nicht veränderten.

3.1.2.2 Verwendung der Liner

Ein weiterer für die GC-Analyse der PAs sensibler Bereich ist der Liner (Abb. 14C und E 1,2). In ihm wird die Probe nach der Injektion verdampft und mit dem Trägergas Helium gemischt, bevor sie auf die GC-Säule gelangt. In standardmäßigen Untersuchungen wird in die Liner oft Glaswolle zur verbesserten Verdampfung der Probe gegeben. Die Liner werden nach der routinemäßigen Reinigung jeweils wieder neu mit Glaswolle gepackt. Dabei können Ungleichmäßigkeiten in der genauen Menge der eingesetzten Glaswolle sowie in der Komprimierung der Glaswolle, die einen Effekt auf die Gasströme im Liner hat, auftreten. Im Liner besteht die Gefahr der Interaktion der Probe mit der Glasoberfläche und Glaswollfüllungen des Liners. Dabei spielen polare Stellen („aktive Stellen“) der Oberflächen offenbar eine Rolle, die zu analysierenden Stoffe könnten von diesen Stellen gebunden werden und gelangen deshalb nicht oder nur vermindert auf die GC-Säule. Im Laufe der Benutzungsdauer von Glasbauteilen nimmt die Anzahl dieser aktiven Stellen zu. In der GC-Analytik unterbindet man die aktiven Stellen durch „Deaktivierung“ mit einem Sylierungsmittel, das sich schützend über die aktiven Stellen legt und diese deaktiviert (Verfahren der Deaktivierung siehe Kap 2.5.1). Eine weitere Problematik der Liner besteht in Rückständen von Proben, die auf der Linerinnenseite festbrennen können. Auch diese Rückstände können mit Substanzen, die im Liner verdampfen, interagieren. Daher ist ein regelmäßiger Austausch bzw. eine regelmäßige Reinigung mit anschließender neuer Deaktivierung notwendig. Bei der Durchführung der Messungen der vorliegenden Arbeit wurden die Liner alle 50 Messungen erneuert. Vergleiche von Messungen hatten ergeben, daß sich nach 50 Messungen mit dem selben Liner noch keine Veränderungen der Gaschromatogramme ergeben.

Zunächst wurde untersucht, ob Unterschiede in der Menge der eingesetzten Glaswolle einen Einfluß haben. Dafür wurde der selbe Liner (gerader Bautyp ohne Verjüngung, deaktiviert) mit unterschiedlichen Mengen (5, 10 und 20 µg) deaktivierter Glaswolle gefüllt. Jeweils 5 Messungen wurden durchgeführt. Die Ergebnisse sind in Abb. 17 (quantitative Analyse) und Abb. 18 (qualitative Analyse) dargestellt.

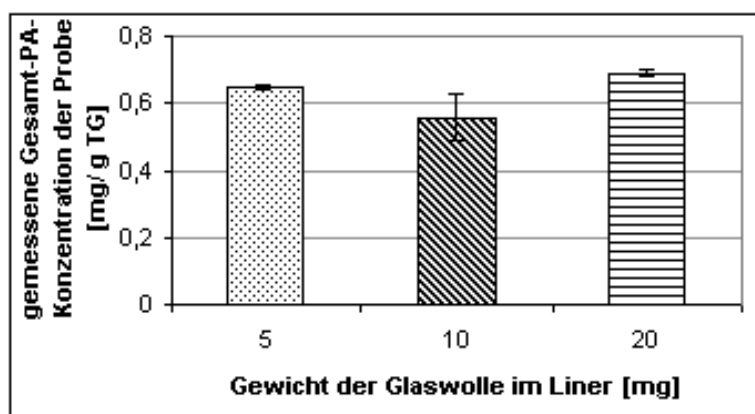


Abb. 17 Einfluß der Menge an Glaswolle im Liner auf die quantitative Erfassung der PAs.

Es wurden jeweils 5 Messungen mit dem selben Probenextrakt durchgeführt. Dargestellt sind die Mittelwerte und die Standardabweichungen. Ergebnisse siehe auch Tab. 39 im Anhang.

Bei Verwendung verschiedener Mengen an Glaswolle erhält man unterschiedliche PA-Gesamtkonzentrationen. Es ist ein deutlicher Einfluß des Glaswoll-Gewichtes auf die gemessene Gesamt-PA-Konzentration festzustellen, da die Unterschiede zwischen den Linern hoch signifikant sind (Anova, $P = 0,0023$).

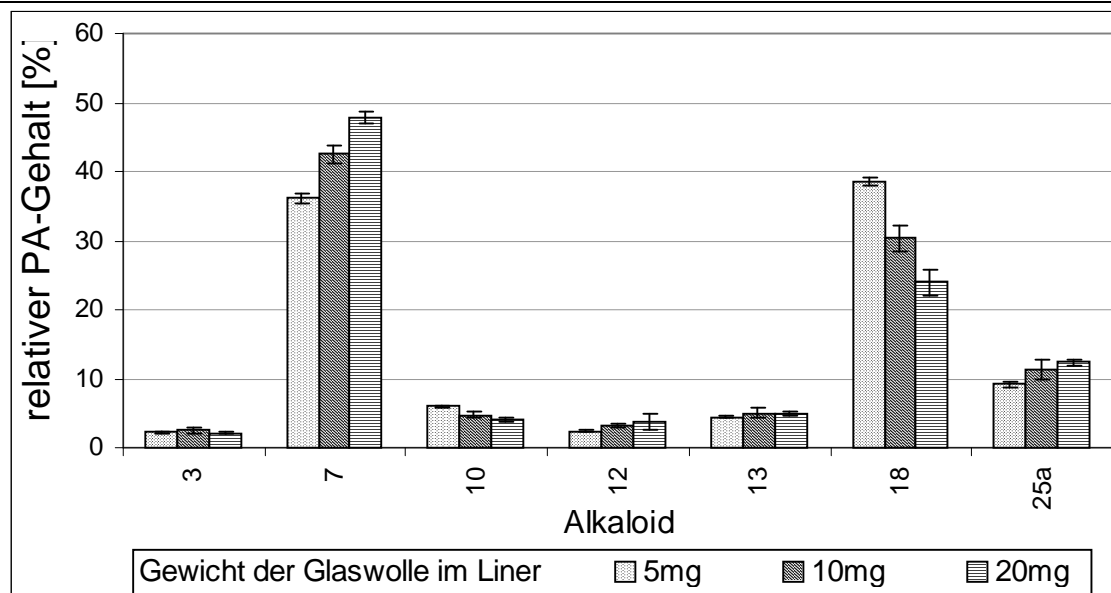


Abb. 18: Einfluß der Menge der Glaswolle im Liner auf die qualitative Erfassung der PAs.

Es wurden jeweils 5 Messungen mit dem selben Probenextrakt durchgeführt. Dargestellt sind die Mittelwerte und die Standardabweichungen. Ergebnisse siehe auch Tab. 40 im Anhang.

In Bezug auf die qualitative Untersuchung der PAs wirkt sich die Menge der Glaswolle ebenfalls deutlich aus: je mehr Glaswolle sich im Liner befindet, desto mehr Jacobin (PA 7) und weniger Erucifolin (PA 18) wird gemessen. Diese Ergebnisse zeigen, daß die Verwendung von Glaswolle im Liner grundsätzlich für die reproduzierbare Analyse der PAs problematisch ist. Zwar kann man die Menge der eingesetzten Glaswolle auswiegen, aber die Verteilung und Komprimierung der Glaswolle im Liner ist praktisch nicht reproduzierbar. Die hier festgestellten Unterschiede sind vermutlich auf die unterschiedliche Anzahl an aktiven Stellen auf der Glaswoll-Oberfläche zurückzuführen: je mehr Glaswolle sich im Liner befindet, desto mehr aktive Stellen gibt es, an denen die Substanzen der Probe interagieren können. Um einen direkten Nachweis der Wirkung des Aktivitätszustandes des Liners auf die PA-Analytik zu erhalten, wurden mit dem selben Liner 5 Messungen mit deaktivierter und 5 Messungen mit aktiver Glaswolle durchgeführt (Abb. 19, Abb. 20). Die deaktivierte Glaswolle war vor den Versuchen mit MeOH gewaschen, im Ofen bei 220° C getrocknet und dann mit MSTFA deaktiviert worden (siehe Kap 2.5.1), wogegen die aktive Glaswolle zuvor nur mit MeOH gewaschen und unter gleichen Bedingungen getrocknet wurde.

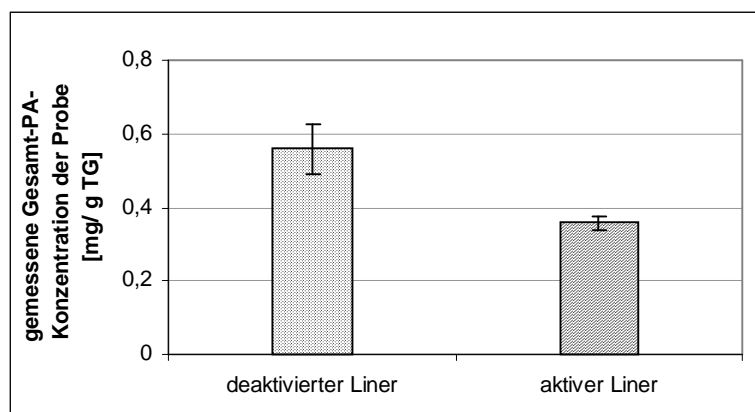


Abb. 19: Einfluß der Lineraktivität auf die quantitative Erfassung der PAs.

Die Liner wurden mit jeweils 0,01 g deaktivierter bzw. aktiver Glaswolle gepackt. Es wurden pro Liner jeweils 5 Messungen mit dem selben Probenextrakt durchgeführt. Dargestellt sind die Mittelwerte und die Standardabweichungen. Ergebnisse siehe auch Tab. 42 im Anhang.

Die verschiedenen aktiven Liner unterscheiden sich sehr stark signifikant (Anova, $P = 0,0006$) in der gemessenen PA-Konzentration. Mit den aktiven Linern wird eine geringere Konzentration gemessen als mit den deaktivierten Linern. Da die

Konzentration immer in Bezug auf den verwendeten internen Standard bestimmt wird, bedeutet es, daß in den aktiven Linern die Probe stärker diskriminiert wird als der relativ gering polare Standard Heliotrin.

Die Aktivität der Glaswolle in den Linern hat auch einen deutlichen Einfluß auf das gemessene PA-Muster (Abb. 20). Auch hier wird deutlich, daß die Aktivität der Glaswolle zu einer Diskriminierung des polareren Erucifolins führt und mehr des unpolaren Jacobins gemessen wird.

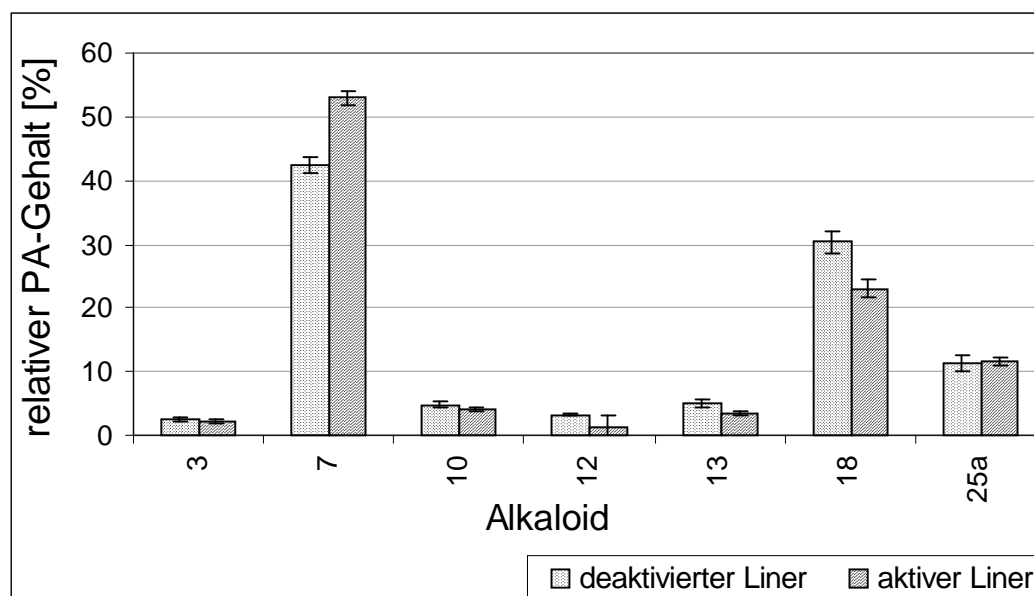


Abb. 20: Einfluß der Lineraktivität auf die qualitative Erfassung der PAs.

Die Liner enthielten je 0,01g Glaswolle. Es wurden jeweils 5 Messungen mit dem selben Probenextrakt durchgeführt. Dargestellt sind die Mittelwerte und die Standardabweichungen. Ergebnisse siehe auch Tab. 42 im Anhang.

Um den mit der Glaswolle verbundenen Problemen zu entgehen, wurden andere Linertypen getestet, die ohne Glaswolle verwendet werden können. Die Wahl fiel schließlich auf einen Linertyp (single taper liner, Abb. 14 E1), der an einer Seite spitz zulaufend ist und so die Säule vor Verunreinigung durch Partikel schützen kann, aber trotzdem noch gut zu reinigen ist. Im folgenden Versuch wurden 3 einzelne, baugleiche Liner dieses Typs verglichen (Abb. 21). Mit jedem Liner wurden 5 Messungen mit dem selben methanolischen Probenextrakt durchgeführt. Damit sollte die Vergleichbarkeit der Liner dieses Bautyps gezeigt werden, um die Reproduzierbarkeit der Analyseergebnisse auch nach einem Austausch der Liner sicherzustellen. Die Unterschiede zwischen den baugleichen single taper Linern in

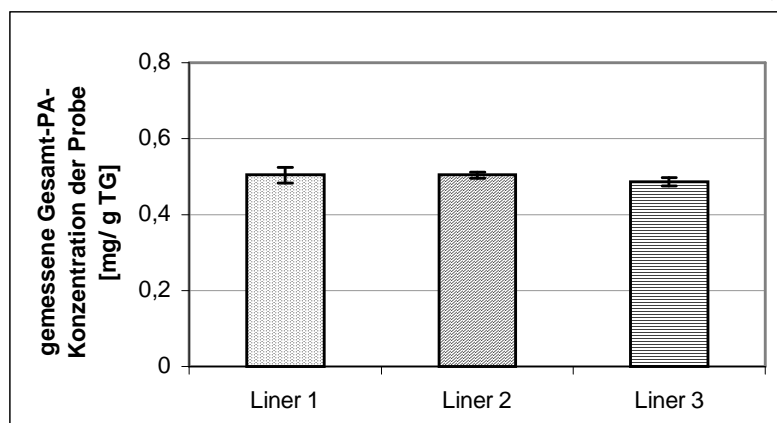


Abb. 21: Unterschiede in der Messung der PA-Konzentration mit 3 baugleichen Linern ohne Glaswolle (HP single taper liner).

Es wurden jeweils 5 Messungen mit dem selben Probenextrakt durchgeführt. Dargestellt sind die Mittelwerte und die Standardabweichungen. Ergebnisse siehe auch Tab. 43 im Anhang.

Bezug auf die Messung der PA-Konzentration sind nicht signifikant (Anova, $P = 0,239$). Auch die qualitative PA-Erfassung ist zwischen den 3 baugleichen single taper Linern sehr gut vergleichbar (Abb. 22).

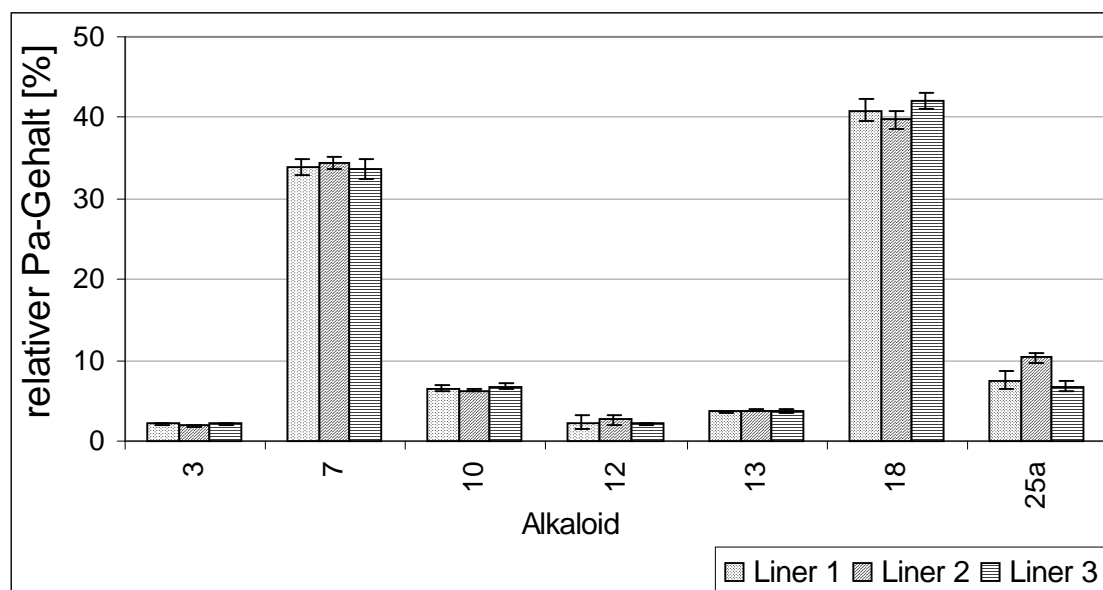


Abb. 22: Unterschiede in der qualitativen PA- Erfassung mit 3 baugleichen Linern ohne Glaswolle (HP single taper liner).

Es wurden jeweils 5 Messungen mit dem selben Probenextrakt durchgeführt. Dargestellt sind die Mittelwerte und die Standardabweichungen. Ergebnisse siehe auch Tab. 44 im Anhang.

Zusammenfassung der Ergebnisse zur Verwendung der GC- Liner:

Die Meßergebnisse der einzelnen PAs werden von dem Gewicht der Glaswollpackung und dem Deaktivierungszustand der Glaswolle stark beeinflusst. Ein höheres Packungsgewicht der Glaswolle führt ebenso wie ein aktiver Liner zu einer erhöhten Messung von Jacobin und einer Verringerung von Erucifolin. Bezüglich der Gesamt-PA-Konzentration können jedoch keine eindeutigen Effekte festgestellt werden. Da die Liner nach der routinemäßigen Reinigung wieder neu mit Glaswolle gepackt werden, sind Ungleichmäßigkeiten in der Menge der eingesetzten Glaswolle sowie in der Komprimierung der Glaswolle, die einen Effekt auf die Gasströme im Liner hat, nicht zu vermeiden. Mangelhafte Reproduzierbarkeit der Meßergebnisse sind die Folge. Die Meßergebnisse, die mit den ohne Glaswolle verwendbaren single taper-Linern erzielt werden, sind dagegen wesentlich reproduzierbarer, da hier die Glaswollfüllung entfällt. Deshalb wurde dieser Linertyp für alle weiteren Messungen der vorliegenden Arbeit (Kap. 3.2 bis Kap. 3.7) verwendet.

3.1.2.3 Identifizierung der PAs von *S. jacobaea*

Bei der Analytik der PAs mit den Methoden der GC und GC-MS ergaben sich für einige PAs Schwierigkeiten in der Trennung von anderen PAs oder von Verunreinigungen, die sich mit einzelnen PAs überlagerten. Durch Verwendung zweier sich in der Polarität unterscheidenden GC-Kapillarsäulen (der unpolaren DB1- und der polareren DB-17-Säule) konnte letztlich jedes PA gut getrennt werden. Für die Bestimmung der relativen PA- Gehalte und der PA-Konzentrationen der Proben wurden für die einzelnen PAs jeweils die GC-Ergebnisse verwendet, die mit der jeweils am besten geeigneten Säule erhalten wurden. In Abb. 23 sind typische

Chromatogramme der DB1- und der DB-17-Säule von *S. jacobaea*-Proben dargestellt. In Tab. 13 befinden sich Angaben zur Identität der nachgewiesenen PAs mit ihren Massenzahlen [M+], den Retentionszeiten, den Angaben zu analytischen Problemen bei der Verwendung der Säulen und dem Vermerk, welche Säulen für die Analyse der einzelnen PAs schließlich verwendet wurden.

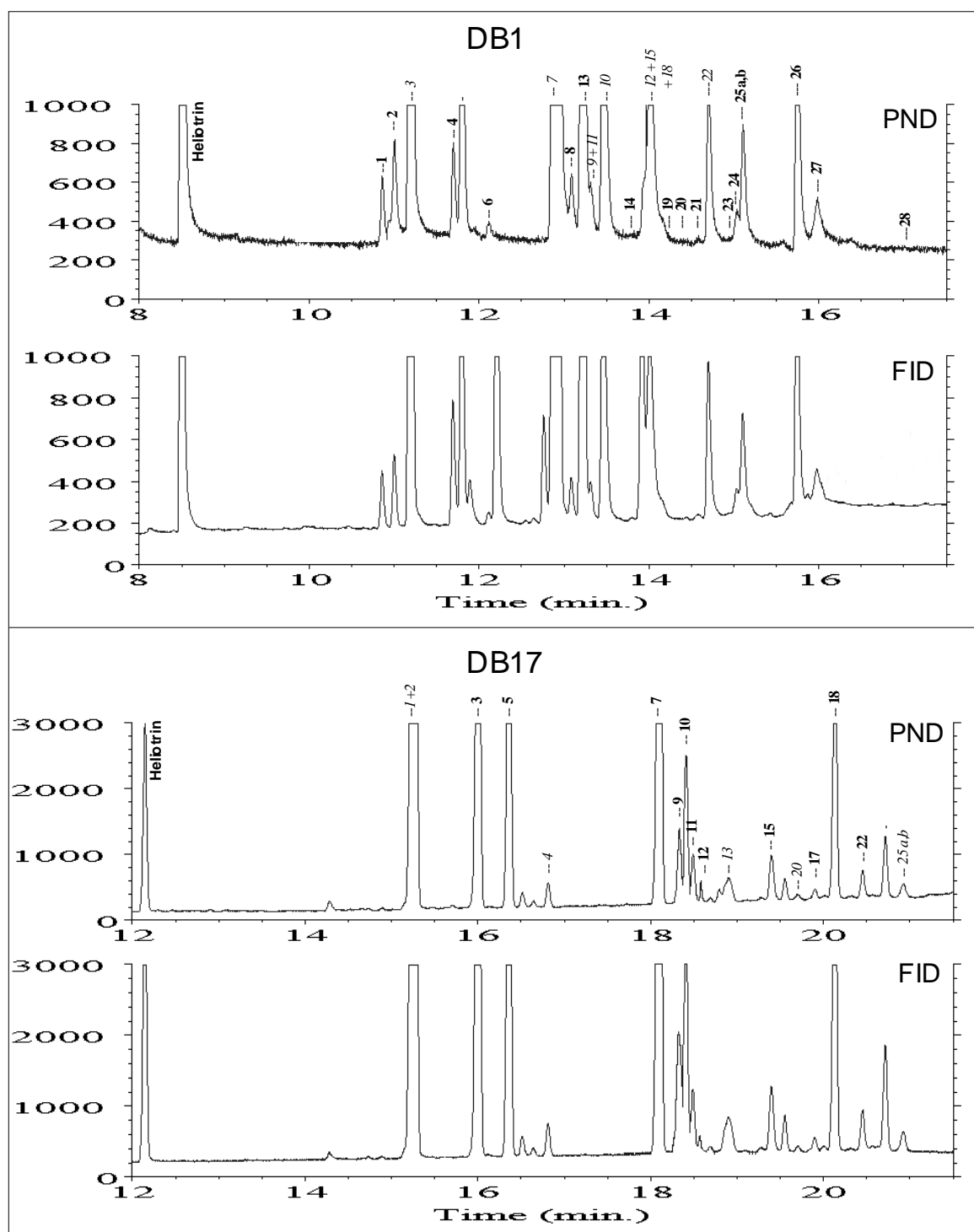


Abb. 23: GC- Profile der Pyrrolizidinalkaloide von *S. jacobaea*-Proben (Blütenköpfchen).

Zur Quantifizierung der PAs wurden 2 verschiedene GC-Säulen verwendet (DB1 und DB17). Von den einzelnen GC- Säulen wurden jeweils die **fett** geschriebenen PAs für die Berechnung des gesamt-PA- Gehaltes und der relativen PA- Gehalte verwendet. Das jeweils obere Chromatogramm ist das Signal des PND-Detektors, das untere Chromatogramm das des FID-Detektors. Die Nummern bezeichnen die einzelnen PAs, in Tab. 13 befinden sich die Namen und weitere Informationen zu den einzelnen PAs. Die Molekülstrukturen der PAs sind in Anhang auf der letzten Seite (Abb. 101) abgebildet.

PA Nr.	Alkaloid	[M] ⁺	RI DB1	RI DB17	verwendete GC-Säule	Trennungsproblem	
						DB1	DB17
	Heliotrin (interner Standard)	313	2100	2565			
1	Senecivernin	335	2283	2805	DB1		+2
2	Senecionin	335	2294	2805	DB1		+1
3	Seneciphyllin	333	2303	2876	DB1 oder DB 17		*
4	Spartioidin	333	2343	2937	DB1		**
5	Integerrimin	335	2350	2903	DB17	***	
6	PA-I	337?	2373	2885	DB1		
7	Jacobin	351	2432	3058	DB17	***	
8	Riddelliin	349	2450		DB1		
9	Senkirkin	365	2470	3068	DB17	+11	
10	Jacolin	369	2485	3058	DB17	+14	
11	Acetylseneciphyllin	375	2463	3085	DB17	+9	
12	Jaconin	387	2520	3098	DB17	+18,+15	
13	Jacozin	349	2460	3125	DB1		**
14	Dihydrojacobin	369	2490		DB1		
15	Retrorsin	351	2515	3175	DB17	+12,+18	
16	PA– II (Otonecin-Alkaloid)	?		3160	DB17		
17	PA-III	349		3190	DB17		
18	Erucifolin	349	2510	3238	DB17	+12,+15	****
19	PA-IV	367	2525		DB1		
20	Dehydrojaconin	385	2545		DB1		**
21	Dihydrojaconin	389	2565		DB1	**	
22	Usaramin	351	2570	3257	DB17	+23	
23	PA-V	365?	2577		DB1		
24	Otosenin	381	2596	3255	DB1		**
25a 25b	Eruciflorin Acetylerucifolin	351 391	2600 2603	3304 3300	DB1	beide PAs sind weder auf der DB1 noch auf der DB17 voneinander trennbar (#1)	
26	Acetyljacolin	367	2655		DB1		
27	PA -VI	367?	2667		DB1		
28	PA -VII	403	2740		DB1		

Tab. 13: Identifizierung der durch GCMS und GC- Analytik nachgewiesenen PAs aus *S. jacobaea*.

*= teilweise Überlagerung mit Phtalaten möglich, **= Verunreinigung durch eine unbekannte Substanz, ***= Überlagerung mit Fettsäure-Amid, ****= mögliche Störung durch Septumteile (Kap. 3.1.2.1), += Überlagerung mit Alkaloid (Nr.), ?= PA nicht bekannt bzw. Bestimmung unsicher

#1=: für die einzelnen Versuchsreihen erfolgte jeweils eine Überprüfung über GC-MS, ob beide oder nur eines der PAs (25a, 25b) auf dieser Position vorliegt

PA I-VII: unbekannte PAs, im Anhang (Abb. 98) sind die GC-MS-Spektren zu diesen PAs angegeben. Die Molekülstrukturen der übrigen PAs sind im Anhang im Faltblatt auf der letzten Seite (Abb. 101) abgebildet.

3.1.2.4 Reproduzierbarkeit des GC-Meßverfahrens

Die methodisch bedingten Schwankungen der GC- Analytik dürfen nicht mit der zu untersuchenden biologisch bedingten Schwankung verwechselt werden. Daher ist es wichtig, durch entsprechende Versuche die Größe der methodisch bedingten Schwankungen zu bestimmen. Im Kap. 3.1.1.3 wurden bereits die durch das Extraktionsverfahren hervorgerufenen Schwankungen untersucht. Um eine grundsätzliche Aussage über die Größenordnung der allein durch das GC-Meßverfahren bedingten Schwankungen machen zu können, wurde 10 mal dieselbe Probe am GC gemessen und die Abweichungen der quantitativen und qualitativen Ergebnisse untersucht. Die Ergebnisse sind in Abb. 24 dargestellt.

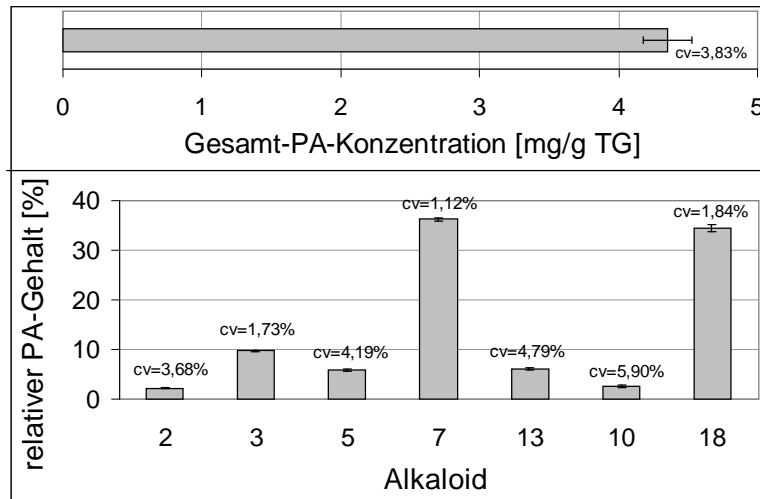


Abb. 24: Meßfehler der PA-Analyse mittels Gaschromatographie.

Dargestellt sind die Mittelwerte und die Standardabweichungen von 10 Messungen eines Probenextraktes (gefriergetrocknete Blütenköpfchen von *S.jacobaea*). Ergebnisse siehe auch Tab. 45 im Anhang. cv[%]= relative Standardabweichung

Die allein durch die GC-Methode bedingte Abweichung der gemessenen PA-Konzentration liegt in dem vorliegenden Versuch bei einer relativen Standardabweichung cv von 3,83%. Die in hohen relativen Gehalten (> 30% relativer PA- Gehalt) vorkommenden PAs schwankten um einen cv von weniger als 1,9%, die in geringen relativen PA- Gehalten (< 3%) vorkommenden PAs schwankten stärker mit einem cv von bis zu 5,9%.

Zusammenfassung des Kapitels 3.1:

Grundsätzlich läßt sich anhand dieser Ergebnisse sagen, daß das Extraktionsverfahren sehr gut reproduzierbar ist. Die extraktionsbedingten Schwankungen unterscheiden sich nur unwesentlich von den allein durch das GC-Meßverfahren bedingten Schwankungen.

Die Untersuchungen ergaben, daß sich 0,1 N H₂SO₄ besser für eine reproduzierbare PA- Extraktion eignet als 1N HCL. Durch Optimierungen in der GC- Analytik konnten Fehlerquellen ausgeschlossen werden und somit das Erzielen reproduzierbarer Ergebnisse gesichert werden.

Zusammenfassend beurteilt liegt der Gesamtfehler der Methodik für die Bestimmung der Gesamt- PA- Konzentration bei einer relativen Standardabweichung (cv) von 3% bis 4%. Der Gesamtfehler für die Bestimmung der relativen PA- Anteile ist je nach Anteil der einzelnen PAs unterschiedlich. Für die Haupt- PAs (>30% relativer PA-Gehalt) liegt der cv unter 2,5%, für die in geringeren Mengen vorkommenden PAs (<3% relativer PA- Gehalt) liegt der cv der relativen PA- Gehalte bei bis zu 8%.

3.2 Räumliche Verteilung der PAs bei *S. jacobaea*

Vorausgegangene Untersuchungen ergaben, daß die Synthese von Senecionin-N-Oxid bei verschiedenen Arten der Gattung *Senecio* in den Wurzeln stattfindet (HARTMANN UND TOPPEL 1987, TOPPEL ET AL. 1987, HARTMANN ET AL. 1988, SANDER UND HARTMANN 1989, HARTMANN 1994). Über das Phloem wird das Senecionin in den Sproß transportiert, wo die Transformation in die artspezifischen PAs stattfindet. An den Transformationen sind spezifische Enzyme beteiligt, die Fähigkeit zur Bildung bestimmter PAs ist daher grundsätzlich genetisch determiniert. Die in den Geweben feststellbaren PAs und deren Konzentrationen unterliegen einer Vielzahl von Faktoren. So spielen neben der Menge des über das Phloem in den Sproß transportierten Senecionin-N-Oxids auch Verlagerungsprozesse zwischen den Geweben eine Rolle.

In diesem Kapitel wird die Gewebespezifität der PA-Muster und PA-Konzentrationen einzelner Organe von *S. jacobaea* untersucht. Die Unterschiede in den PA-Mustern und der PA-Konzentration von Wurzeln, Blättern, Sproßachse und Blütenköpfchen werden anhand eines umfangreichen Freilandversuches später im Kap. 3.7 dargestellt.

3.2.1 Wurzel

Um eine Vorstellung von dem PA-Vorkommen in den Wurzeln zu bekommen, sollte mit dem folgenden Versuch festgestellt werden, ob sich verschiedene Bereiche der Wurzel räumlich (unterschieden nach Wurzeldicke bzw. Wurzelalter) in den PA-Mustern- und den PA-Konzentrationen unterscheiden. Für den Versuch wurde die Wurzel einer wilden, vollständig ausgewachsenen blühenden Pflanze ausgegraben und gereinigt, die verschiedenen Wurzelbereiche nach der Zertrennung der Wurzel nach ihrem Durchmesser in 6 Klassen sortiert und gefriergetrocknet. Je kleiner der Wurzeldurchmesser ist, desto jünger ist der betreffende Wurzelbereich. Dieser Versuch wurde nur 1 mal durchgeführt. Daher sollen die Ergebnisse nur einen ersten Hinweis für weitere mögliche Untersuchungen geben. Die untersuchte Wurzel hatte folgendes Trockengewicht für die einzelnen Durchmesser-Klassen:

0,1-0,5 mm: 80 mg; 0,5-1,0 mm: 113 mg; 1,0-1,5 mm: 222 mg; 1,5-2,0 mm: 298 mg; 2,3-3,0 mm: 280 mg; 3,0-4,0 mm: 92 mg

Die PA-Konzentrationen in den verschiedenen Wurzeldurchmesser-Bereichen sind relativ konstant in Anbetracht der Tatsache, daß der Versuch nur 1x durchgeführt wurde und die Schwankungen zufällig sein könnten (Abb. 25). Für die meisten PAs ist eine Tendenz zu erkennen, die synchron mit dem Wurzeldurchmesser verläuft (Abb. 26). Senecionin (PA 2) hat in den jüngeren Wurzelbereichen (kleinere Durchmesser) den größten Anteil, der Anteil von Senecionin nimmt zu den jüngeren Bereichen hin ab, der Anteil von Seneciphyllin (PA 3) und in der Tendenz auch Ac-Seneciphyllin (PA 11) zu den älteren Bereichen hin zu. Einschränkend muß nochmals angemerkt werden, daß dieser nur einmalig durchgeführte Versuch nur erste Hinweise liefern kann. Ob die Schwankungen in der PA-Konzentration und in den PA-Mustern eine Bedeutung haben, kann aufgrund dieses Vorversuches nicht eindeutig beurteilt werden.

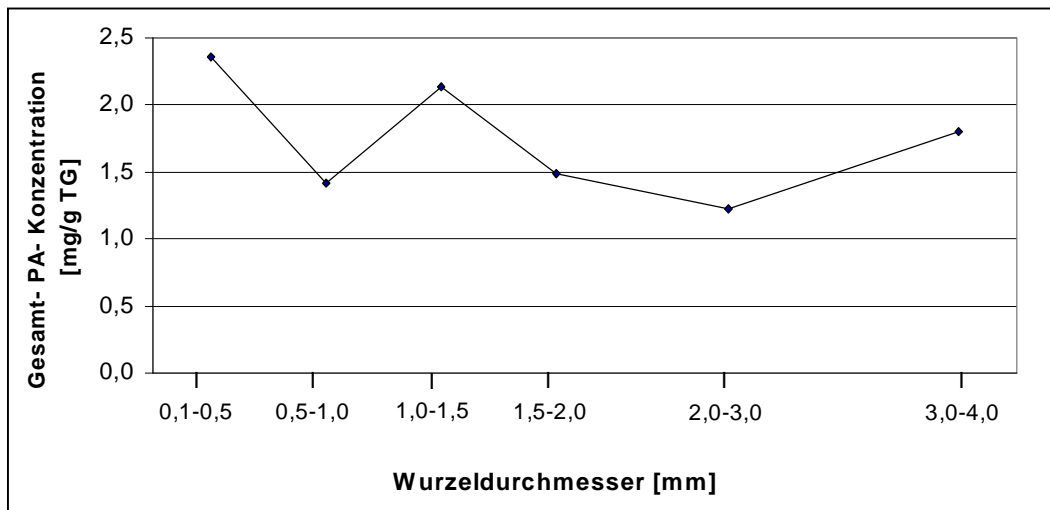


Abb. 25: PA-Konzentrationen in Abhängigkeit vom Wurzeldurchmesser.

Der Versuch wurde nur ein einziges Mal durchgeführt. Ergebnisse siehe auch Tab. 46 im Anhang.

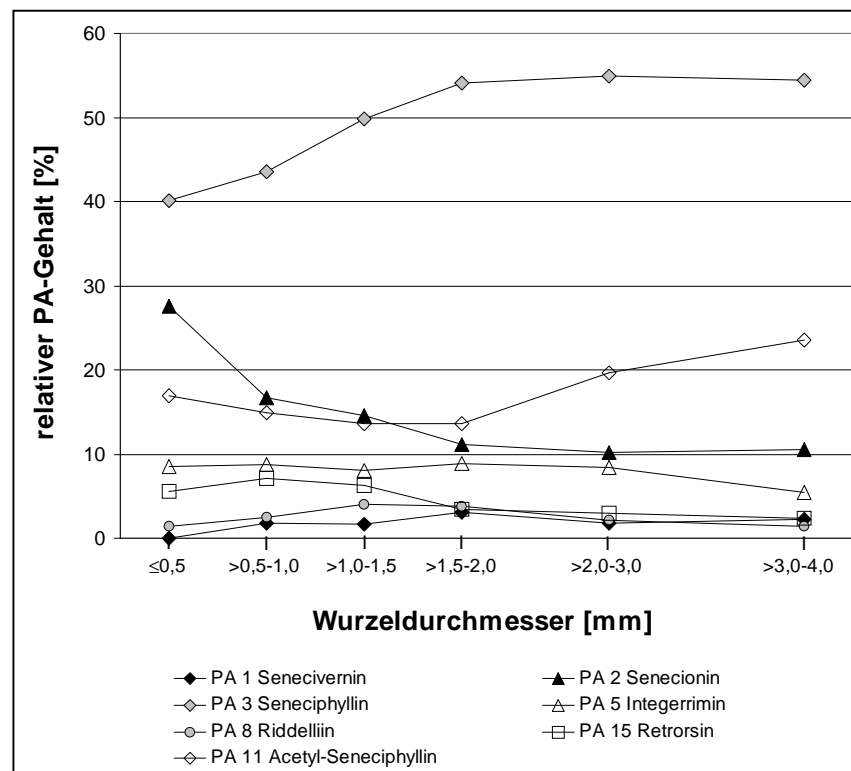


Abb. 26: PA- Muster in Abhängigkeit vom Wurzeldurchmesser.

Der Versuch wurde nur ein einziges Mal durchgeführt. Angegeben sind die relativen PA-Gehalte der einzelnen PAs für Wurzeln verschiedener Durchmesser. Die Meßergebnisse sind auch im Anhang in Tab. 46 angegeben.

3.2.2 Sproßachse

Für Pflanzen, die sich mit Schutzstoffen vor Herbivoren schützen, ist die Bildung dieser Stoffe mit einem energetischen und materiellen Aufwand verbunden. Es ist für die Pflanzen ökonomisch, diese Stoffe in die Bereiche der Pflanze zu verlagern, in denen die Pflanze dem Angriff der Herbivoren ausgesetzt ist. Mit dem folgenden Versuch soll festgestellt werden, ob diese Strategie bei *S. jacobaea* zu beobachten ist. Untersucht wurde, ob im Sproßgewebe Unterschiede in der PA-Konzentration zwischen den peripheren und zentralen Gewebebereichen bestehen. Hierfür wurden an 5 morphologisch vergleichbaren wilden blühenden Pflanzen mit einer Rasierklinge von den Internodien der Sproßachse das periphere Gewebe (Epidermis und primäre Rinde) von dem zentralen Sproßgewebe (Gewebe unterhalb der primären Rinde) abgetrennt.

	Pflanze 1		Pflanze 2		Pflanze 3		Pflanze 4		Pflanze 5	
	peripheres Gewebe	zentrales Gewebe	peripheres Gewebe	zentrales Gewebe	peripheres Gewebe	zentrales Gewebe	peripheres Gewebe	zentrales Gewebe	peripheres Gewebe	zentrales Gewebe
Gesamt-PA-Konz. [mg/g TG]	1,700	1,351	2,491	1,448	1,448	0,852	0,564	0,070	3,200	2,142
Anteil am PA- Gehalt der gesamten Sproßachse [%]	55,72	44,28	63,24	36,76	62,96	37,04	88,96	11,04	59,90	40,10
Unterschied [%]	20,53		41,87		41,16		87,59		33,06	
Gesamt-PA-Konz. [mg/g FG]	0,277	0,137	0,382	0,137	0,243	0,084	0,086	0,008	0,463	0,169
Anteil am PA- Gehalt der gesamten Sproßachse [%]	66,91	33,09	73,60	26,40	74,31	25,69	91,49	8,51	73,26	26,74
Unterschied [%]	50,54		64,14		65,43		90,70		63,50	

Abb. 27: Unterschiede in der Gesamt-PA-Konzentration zwischen den peripheren und zentralen Sproßachsengeweben.

Von 5 wilden *S. jacobaea*-Pflanzen, die in ihrem Wachstum vergleichbar waren (blühend, Höhe der Pflanzen jeweils ca. 50 cm) wurden jeweils Sproßteile (Internodien, 3 cm) entnommen (Entnahmebereich zwischen dem 7. und 8. Nodium von unten, in ca. 25 cm Höhe vom Boden). Von den Sproßteilen wurde das periphere Gewebe (Epidermis und primäre Rinde) und das zentrale Gewebe (Mark und Leitbündel) getrennt. Gesamt-PA-Konz.= Gesamt PA-Konzentration. Unterschied [%]= Unterschied in den Gesamt-PA-Konzentrationen zwischen dem peripheren und dem zentralen Sproßgewebe.

Die peripheren Bereiche des Sproßgewebes haben in allen untersuchten Fällen eine höhere PA-Konzentration als die zentral liegenden Sproßgewebe. Die PA-Konzentrationen in dem peripheren Gewebe liegen, bezogen auf das TG, 21% bis 88% über der des zentralen Gewebes.

3.2.3 Blütenorgane

Die Blütenköpfchen bei *S. jacobaea* bestehen aus Blütenboden, Zungen- und Röhrenblüten (Abb. 28), die gemessenen PA-Konzentrationen und PA-Muster der Blütenköpfchen sind daher ein Mittelwert dieser gesamten Organe. Zur Untersuchung der PA- Vorkommen in den einzelnen Blütenorganen wurden von einer Pflanze die Blütenköpfchen eines definierten Blütenstadiums (Entwicklungsstadium 5 mit 1-3 geöffneten äußeren Röhrenblütenkreisen und noch gelben Röhrenblüten, siehe Kap. 3.3.2) zum selben Zeitpunkt geerntet, gefriergetrocknet, in die einzelnen Organe zerlegt und analysiert. Ergebnisse zu der Organanzahl pro Blütenköpfchen, Biomasse und den PA- Gehalten zeigt Tab. 14.

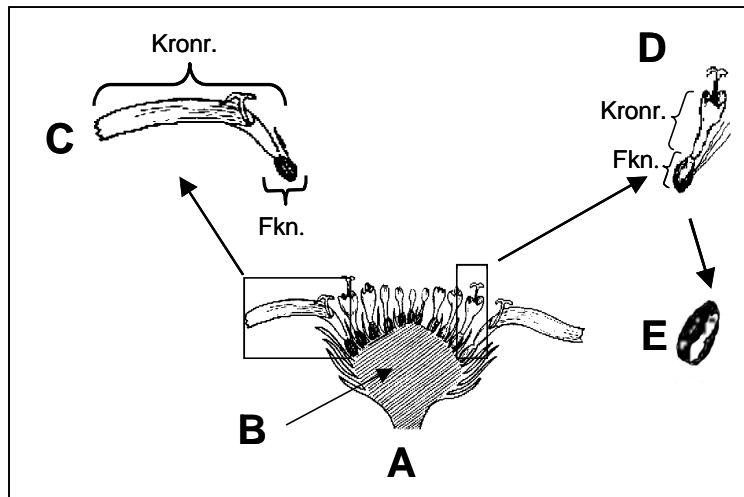


Abb. 28: Morphologie der Blütenköpfchen von *S. jacobaea*.

A: gesamtes Blütenköpfchen
 B: Blütenboden
 C: Zungenblüte
 D: Röhrenblüte
 E: Achäne einer reifen Blüte
 Kronr. = Kronröhre
 Fkn. = Fruchtknoten

Die Röhrenblüten sind immer zwittrig, die Zungenblüten stets weiblich.

Blütenorgan	Anzahl der Blüten pro Blütenköpfchen	Biomasse pro Blütenköpfchen [µg TG]	Anteil am PA-Gesamtgehalt des gesamten Blütenköpfchens [%]	PA-Gehalt [µg] absolut pro Blütenköpfchen
Blütenboden		2,50	28	14,39
Röhrenblüten gesamt	69	11,71	66	34,80
Kronröhre der Röhrenblüten		8,44	44	23,12
Fruchtknoten der Röhrenblüten		3,27	22	11,68
Zungenblüten gesamt	13	2,53	6	3,07
Kronröhre der Zungenblüten		2,03	3	1,63
Fruchtknoten der Zungenblüten		0,50	3	1,44
Gesamtes Blütenköpfchen		16,74	100	52,26

Tab. 14 PA- Gehalte und PA- Konzentrationen in den Organen der Blütenköpfchen von *S. jacobaea*.

Es wurden 9 Blütenköpfchen der selben Pflanze und des selben Blütenalters (Entwicklungsstadium 5, siehe Kap. 3.3.2) zum selben Zeitpunkt geerntet und die einzelnen Organe für die PA-Analyse vereinigt. Die angegebenen Werte für Anzahl der Organe pro Blütenköpfchen und Biomasse pro Blüte sind Mittelwerte aus den 9 Blütenköpfchen.

Den größten Anteil am PA-Gesamtgehalt der Blütenköpfchen haben mit 66% die Röhrenblüten. In der Kronröhre befinden sich doppelt so viele PAs wie in den Fruchtknoten. Abb. 29 stellt die Gesamt-PA-Konzentrationen der einzelnen Organe dar.

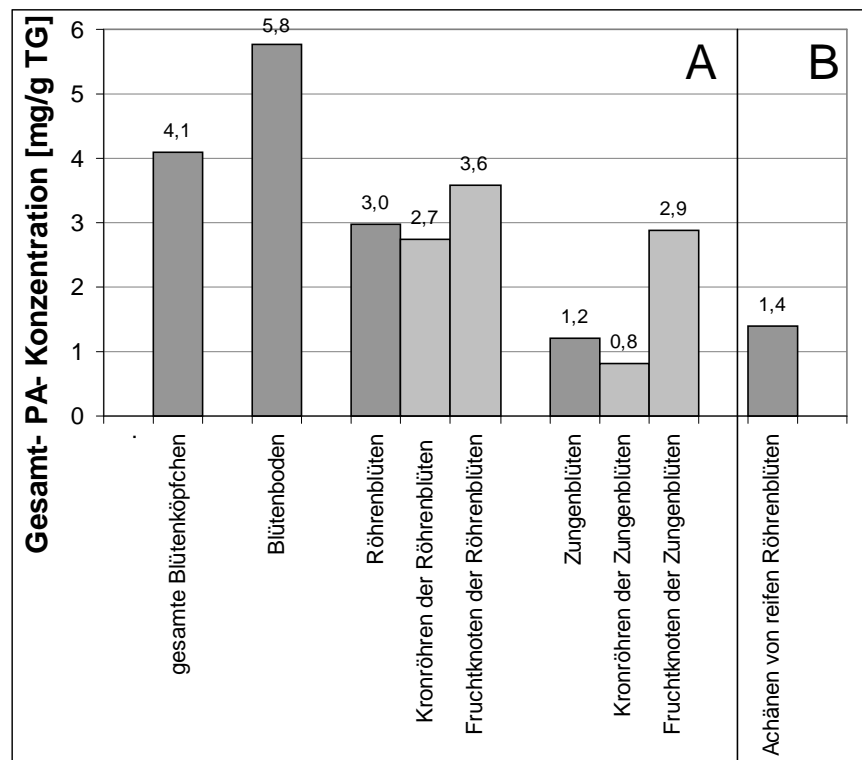


Abb. 29: Gesamt-PA-Konzentrationen der verschiedenen Blütenköpfchen-Organen.

A: Blütenköpfchen des Entwicklungsstadiums 5 und deren einzelnen Organe, B: zum Vergleich Achänen eines reifen Blütenköpfchens (Entwicklungsstadium 11) der selben Pflanze. Definition der Blütenköpfchen-Entwicklungsstadien siehe Kap. 3.3.2).

Die höchste PA-Konzentration findet sich in dem Blütenboden, sie ist doppelt so hoch wie in den Röhrenblüten und fast 5-fach höher als in den Zungenblüten. Die PA-Konzentration in den Fruchtknoten ist bei beiden Blütentypen im Vergleich zu den Kronblättern höher. Die Zungenblüten sind die Organe mit den geringsten PA-Konzentrationen. Auch die PA-Muster der einzelnen Blütenköpfchenorgane unterscheiden sich (Abb. 30). Die wesentlichen Unterschiede sind, daß der Blütenboden als einziges Blütenorgan kein nachweisbares Senecionin (PA 2) enthält. Der Blütenboden ist den Kronröhren der Röhrenblüten ansonsten sehr ähnlich. Die Zungenblüten haben ein etwas abweichendes PA-Muster, denn sie haben in den Kronröhren kein und in den Fruchtknoten nur eine Spur Jaconin (PA 12), während alle anderen Organe dieses Alkaloid in höheren Mengen besitzen. Die Achänen reifer Röhrenblüten entsprechen in ihrem PA-Muster relativ stark dem PA-Muster der gesamten Blütenköpfchen.

Zusammenfassend zeigen die Ergebnisse, daß sich die einzelnen Organe der Blütenköpfchen deutlich in ihren PA-Konzentrationen unterscheiden, die PA-Muster dieser Organe hingegen kaum unterschiedlich sind.

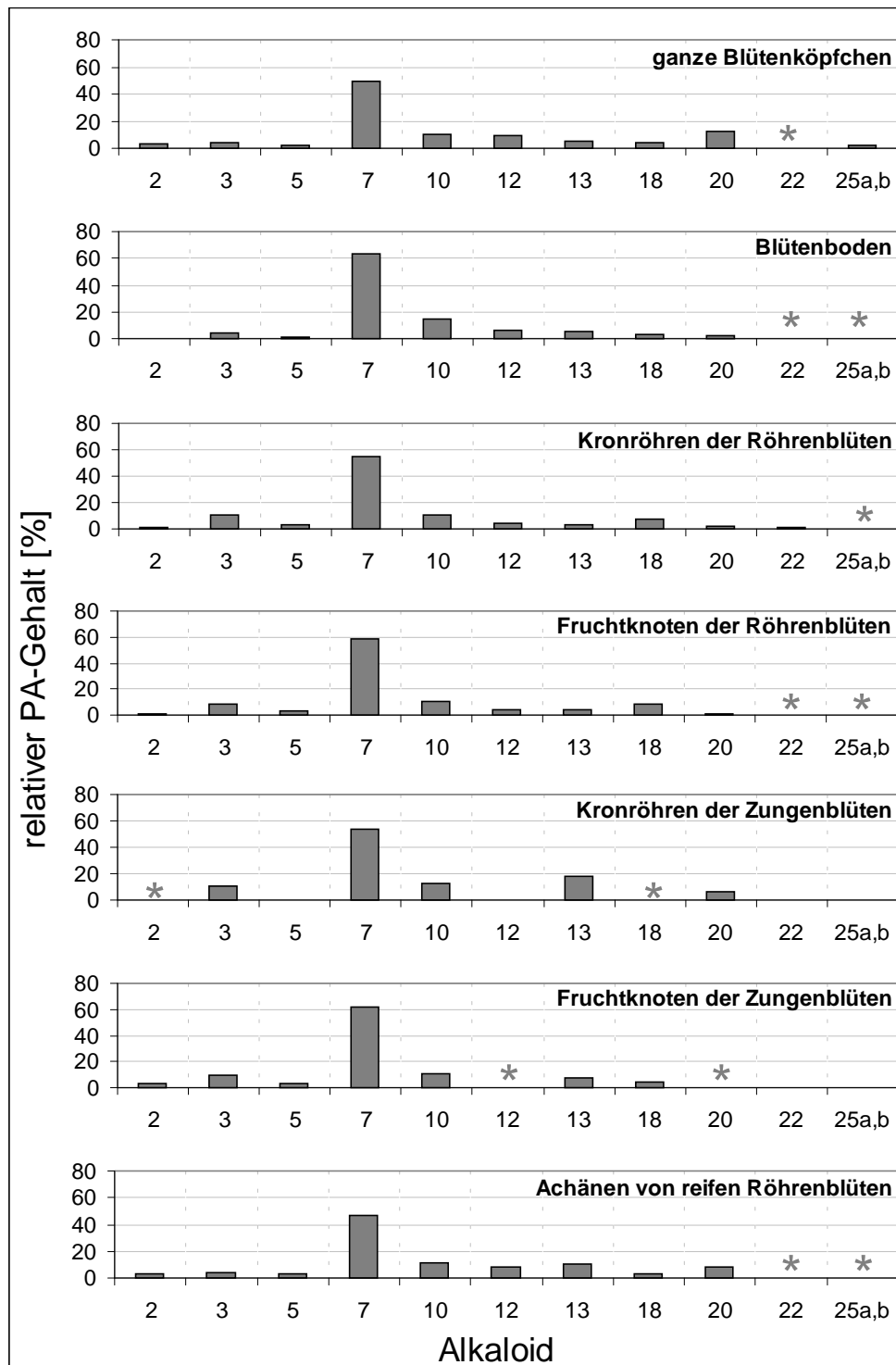


Abb. 30: PA- Muster der verschiedenen Blütenköpfchenorgane.

Untersucht wurden Blütenköpfchen des Entwicklungsstadiums 5 und deren einzelnen Organe. Die Achänen der reifen Röhrenblüten stammen von einer reifen Blüte der selben Pflanze im Entwicklungsstadium 11 (Definition der Blüten-Entwicklungsstadien siehe Kap. 3.3.2).

*= PA- Gehalt <1% des Gesamt-PA- Gehaltes des entsprechenden Organes. Ergebnisse siehe auch Tab. 47 im Anhang.

3.2.4 Verschiedene Sprosse einer Pflanze

Die vorausgegangenen Versuche zeigen, daß sich die unterschiedlichen Organ- und Gewebetypen der *S. jacobaea*-Pflanzen in ihrer quantitativen und qualitativen PA-Zusammensetzung unterscheiden. Die Diversifizierung in die verschiedenen PAs findet gemäß früheren Untersuchungen (HARTMANN UND DIERICH 1998) hauptsächlich im Sproß der Pflanze statt. Die Frage ist nun, ob die Diversifizierungsprozesse innerhalb der Pflanzen eher geregelt oder aber zufällig ablaufen. Um dieses zu überprüfen, wurden Blätter und Blütenköpfchen gleich entwickelter Sprosse einer Pflanze untersucht (siehe Abb. 31). Beim Vergleich der PA-Verhältnisse der Sprosse einer Pflanze sind also die Voraussetzungen bis zu der Anlieferung des Senecionin-N-Oxids in den Sproß sehr vergleichbar, da die PA- Synthese im gleichen Wurzelstock stattfindet. Unterschiede zwischen den Sprossen sollten dann hauptsächlich auf die Unterschiede in der Diversifizierung und der Verteilung innerhalb der Gewebe der einzelnen Sprosse beruhen. Die PA-Muster sowie die Gesamt-PA-Konzentrationen der untersuchten Blätter und Blütenköpfchen gehen aus Abb. 32 hervor. Bei den Sprossen zeigen sich Unterschiede in der Gesamt-PA-Konzentration zwischen den Blättern unterschiedlicher Höhe. Jeweils das unterste (und damit auch das älteste) Blatt hat die geringste PA-Konzentration, das mittlere oder obere Blatt die höchste PA-Konzentration.

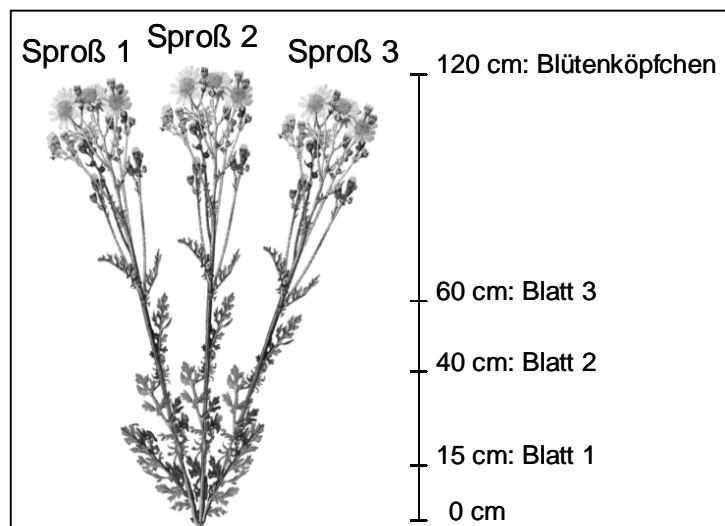


Abb. 31: Schematische Darstellung der untersuchten Pflanze.

Von einer am Wurzelstock verzweigten Pflanze wurden Blütenköpfchen und Blätter von 3 verschiedenen Sprossen der selben Pflanze analysiert. Angegeben sind die Abstände der für die Analysen verwendeten Blätter und Blütenköpfchen ab dem Boden in cm. Die untersuchten Blütenköpfchen befanden sich im Entwicklungsstadium 5 (zu den Entwicklungsstadien siehe Kap. 3.3.2). Blatt 3 ist das letzte Blatt vor der Verzweigung zu den Blütenköpfchen.

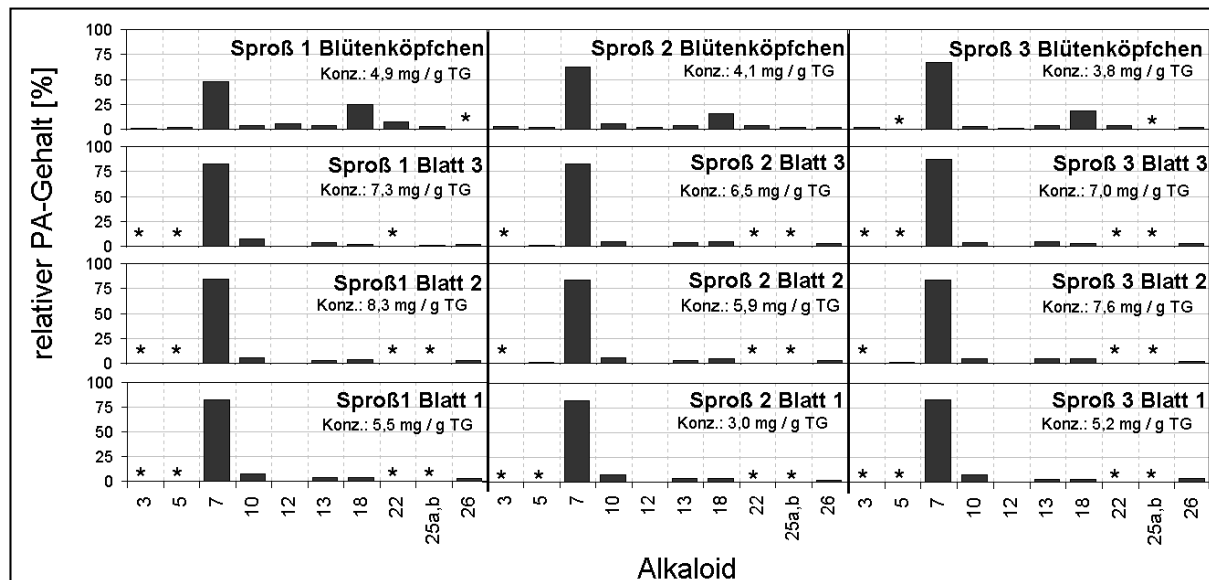


Abb. 32: PA-Muster und PA-Konzentrationen der Blätter und Blütenköpfchen von 3 verschiedenen Sprossen einer Pflanze.

Der Versuch wurde nur einmal durchgeführt. Abstand der Blätter vom Boden (siehe Abb. 31): Blatt 1: 15 cm, Blatt 2: 40 cm, Blatt 3: 60 cm. Ergebnisse siehe auch Tab. 48 im Anhang. Konz. = Gesamt-PA-Konzentration.

Die Blätter der unterschiedlichen Sprosse unterscheiden sich in den PA-Mustern kaum. Dabei sind sowohl die PA-Muster der Blätter gleicher Höhe bei den verschiedenen Sprossen, als auch die PA-Muster der Blätter in den unterschiedlichen Höhen der einzelnen Sprosse sehr ähnlich. Etwas unterschiedlicher als die Blätter sind die Blütenköpfchen in den PA-Mustern: die Blütenköpfchen des Sprosses 1 haben mit 48% einen niedrigeren Gehalt an Jacobin (PA 7) als die Sprosse 2 (62%) und 3 (67%), der Gehalt an Erucifolin (PA 18) ist mit 25% bei Sproß 1 höher als bei Sproß 2 (16%) und Sproß 3 (18 %).

Alles in allem weisen die Ergebnisse, obwohl der Versuch nur 1x durchgeführt wurde, grundsätzlich auf eine sehr große Ähnlichkeit der verschiedenen Sprosse einer Pflanze hinsichtlich der PA- Muster und PA- Konzentrationen hin. Bei allen Sprossen war das älteste untersuchte Blatt zugleich auch das Blatt mit der geringsten PA- Konzentration, was auf vergleichbare Transport- und Verlagerungsprozesse der PAs innerhalb der verschiedenen Sprosse gewertet werden kann. Die Ergebnisse sprechen für geregelte Diversifizierungs- und Transportvorgänge innerhalb der Pflanzen.

3.3 Variabilität der PAs während der Ontogenese

Gewebe verändern während des Entwicklungs- und Alterungsprozesses ihren Aufbau und ihre Funktion. Es ist anzunehmen, daß sich auch die Aktivität der an der PA-Synthese und Diversifizierung beteiligten Enzyme, die Transportprozesse und das Akkumulationsverhalten im Laufe der Entwicklung verändern. Daher sollte durch die Untersuchungen in diesem Kapitel versucht werden, einen genaueren Einblick in die Veränderungen der PA-Synthesen zu bekommen, die mit dem Entwicklungszustand der jeweilig betrachteten Gewebe verbunden sind.

3.3.1 Veränderungen in Abhängigkeit vom Blattalter

Der folgende Versuch wurde im Rahmen des Feldversuches im Dünengebiet Meijndel (Kap. 2.2.4) durchgeführt. Um festzustellen, inwiefern sich das PA-Vorkommen in den Blättern im Verlauf der Blattentwicklung verändert, wurden Blätter verschiedenen Alters von einjährigen Rosettenpflanzen untersucht. Jeweils 5 klonierte Pflanzen des selben Klonen wurden an zwei verschiedenen Standorten (ein trockener, sonniger Standort und ein schattiger, feuchter Standort, die Standorte werden in Kap. 2.3 beschrieben) untersucht. Als jüngstes Blatt wurde das jüngste Blatt bezeichnet, das eine Größe von mindestens 1,0 cm erreicht hat. Das älteste Blatt ist das älteste noch voll intakte Blatt, das mittlere Blatt ist das von der Anzahl der Nodien zwischen dem jüngsten und ältesten Blatt liegende Blatt. Die PA-Konzentrationen sind in Abb. 33 dargestellt. An beiden Standorten haben die ältesten Blätter die geringste, die jüngsten Blätter die höchste PA-Konzentration.

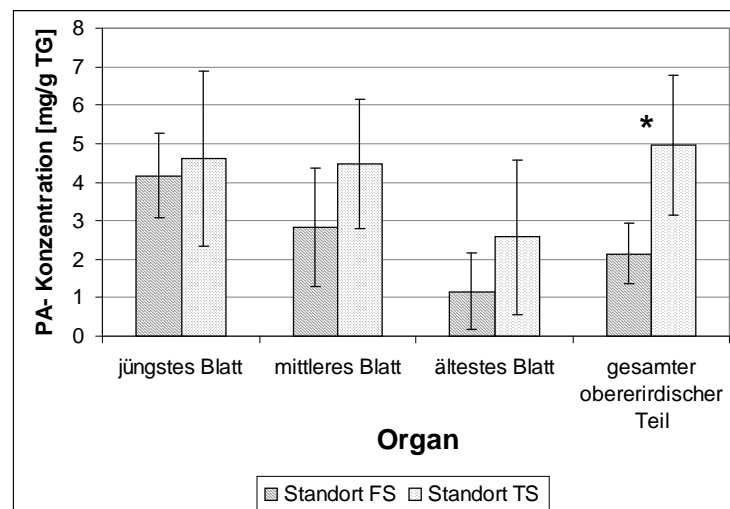


Abb. 33: Abhängigkeit der PA- Konzentration vom Blattalter.

Untersucht wurden einjährige Rosettenpflanzen des Klonen 10. Es werden Ergebnisse an zwei verschiedenen Standorten (Standort FS= feuchter, schattiger Standort, Standort TS= trockener, sonniger Standort) dargestellt. Zu den Standorten siehe auch die Anmerkungen in Kap. 2.3. Angegeben sind die Mittelwerte und Standardabweichungen von jeweils 5 Pflanzen. Ergebnisse siehe auch Tab. 49 im Anhang.

*= signifikanter Unterschied zwischen den Standorten ($P = 0,0352$, schwach signifikant). Signifikante Unterschiede zwischen den verschiedenen alten Blättern bestehen nur für das feuchte Feld (Anova, $P = 0,0163$, schwach signifikant).

Die Unterschiede in den PA-Konzentrationen zwischen den verschiedenen alten Blättern des trockenen Standortes sind nicht signifikant (Anova, $p = 0,3138$), auf dem feuchten Standort sind sie hingegen schwach signifikant unterschiedlich (Anova,

$P=0,0163$). In der Tendenz sind jeweils die Organe auf dem trockenen, sonnigen Standort höher konzentriert, aber nur die gesamten oberirdischen Teile sind signifikant unterschiedlich ($P = 0,0352$). Wenn man den PA- Gehalt in mg PA pro Blatt betrachtet (Abb. 34), sind sehr große Unterschiede zwischen den Blättern eines Klonen zu finden, was an der hohen Standardabweichung sichtbar ist. Hier kommt als Faktor die Blattgröße hinein, die bei einigen Klonen für die einzelnen Blattalter sehr unterschiedlich war.

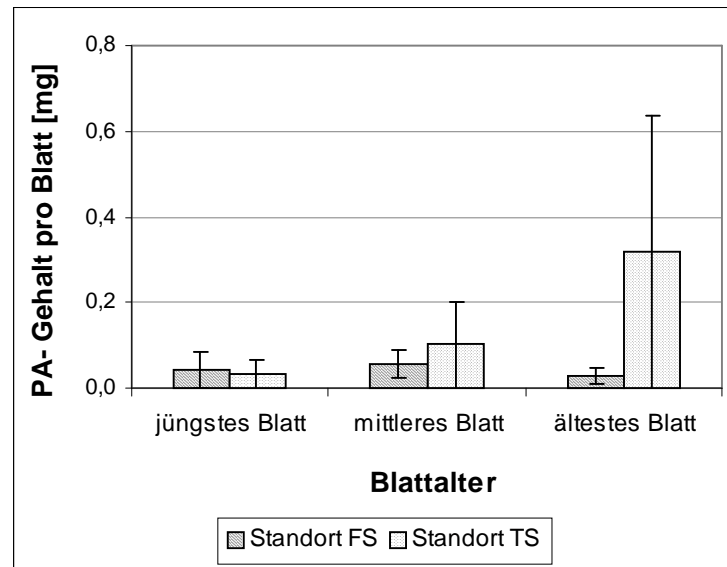


Abb. 34: Unterschiede der PA- Gehalte in verschieden alten Blättern.

Angegeben sind die Mittelwerte und Standardabweichungen von jeweils 5 Pflanzen (einjährige Rosettenpflanzen des Klonen 10.) Ergebnisse siehe auch Tab. 50 im Anhang. Standort FS= feuchter, schattiger Standort, Standort TS= trockener, sonniger Standort. Es bestehen keine signifikanten Unterschiede zwischen den verschiedenen alten Blättern sowie zwischen den beiden Standorten bei den einzelnen Altersstufen.

Um die Verhältnisse in den einzelnen Pflanzen wiederzugeben, werden in Abb. 35 die PA-Konzentrationen und PA- Gehalte der einzelnen Blätter der untersuchten Pflanzen dargestellt. Die ältesten Blätter haben bei allen untersuchten Pflanzen beider Standorte eine geringere PA-Konzentration als das jüngste oder mittlere Blatt. In den meisten Fällen hat das jüngste Blatt an beiden Standorten die höchste PA-Konzentration.

Die PA-Muster der jeweils gleich alten Blätter sind im Vergleich (Abb. 36), im Gegensatz zu den PA-Konzentrationen und PA-Gesamtgehalten, bei den verschiedenen Standorten relativ ähnlich. Auffallend ist aber vor allem der mit zunehmenden Alter höher werdende Gehalt an Jacobin (PA 7), vor allem in Blättern des trockenen Standortes. Mit zunehmenden Alter nehmen an beiden Standorten die Gehalte von Seneciophyllin (PA 3), Integerrimin (PA 5) und Erucifolin (PA 18) ab.

Zusammengefaßt zeigen die Ergebnisse, daß das Blattalter und der Standort einen meßbaren Einfluß auf die PA- Konzentration und auf das PA- Muster der Blätter haben. Je älter die Blätter werden, desto geringer wird tendentiell ihre PA-Konzentration. Dabei ist der Unterschied zwischen den verschieden alten Blättern für die Pflanzen am feuchten Standort deutlicher als am trockenen Standort.

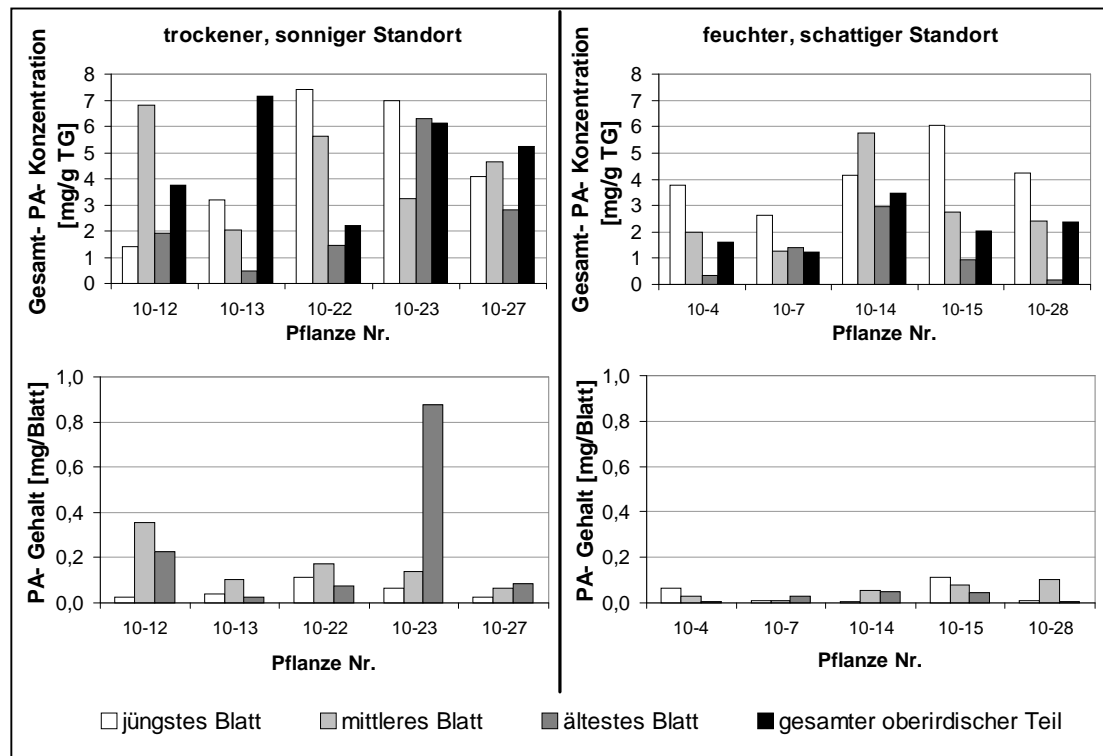


Abb. 35: PA-Konzentration und PA-Gehalt der einzelnen untersuchten Blätter und des gesamten oberirdischen Pflanzenteiles.

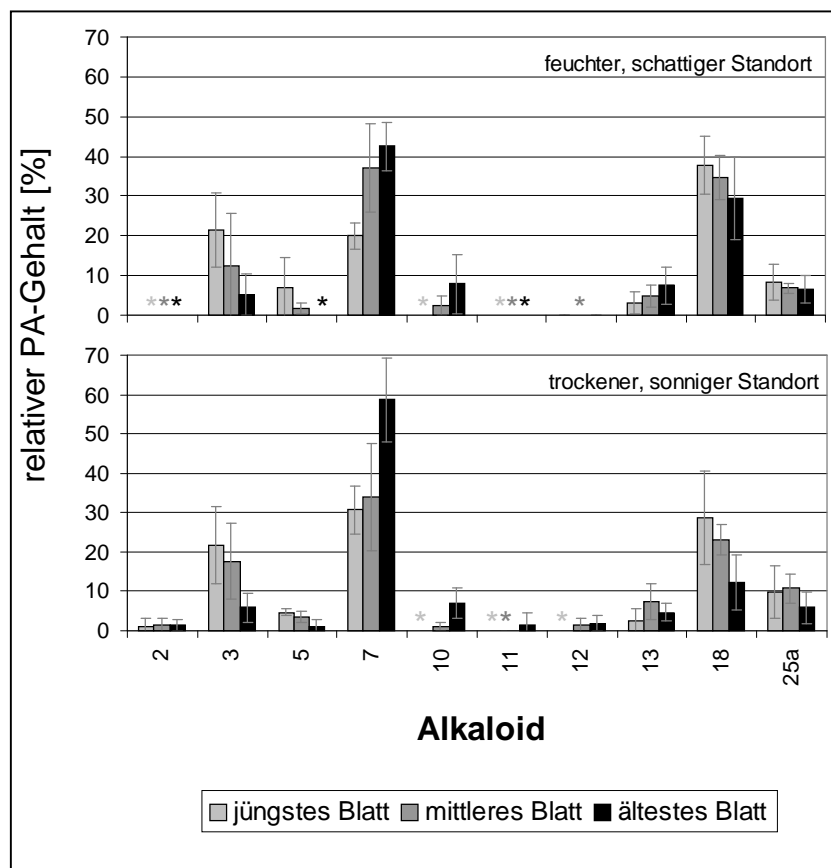


Abb. 36: PA-Muster in Blättern von einjährigen Rosettenpflanzen des Klonen 10.

Dargestellt sind die Mittelwerte und Standardabweichungen von jeweils 5 Pflanzen an beiden Standorten. Ergebnisse siehe auch Tab. 51 im Anhang.

3.3.2 Veränderungen während der Entwicklung der Blütenköpfchen

Um zu untersuchen, ob sich die PA-Muster und PA-Konzentrationen der Blütenköpfchen während der Entwicklung verändern, wurden von mehreren Pflanzen die in Abb. 37 dargestellten Entwicklungsstadien der Blütenköpfchen geerntet. Die Entwicklungsstadien sind in Tab. 15 definiert.

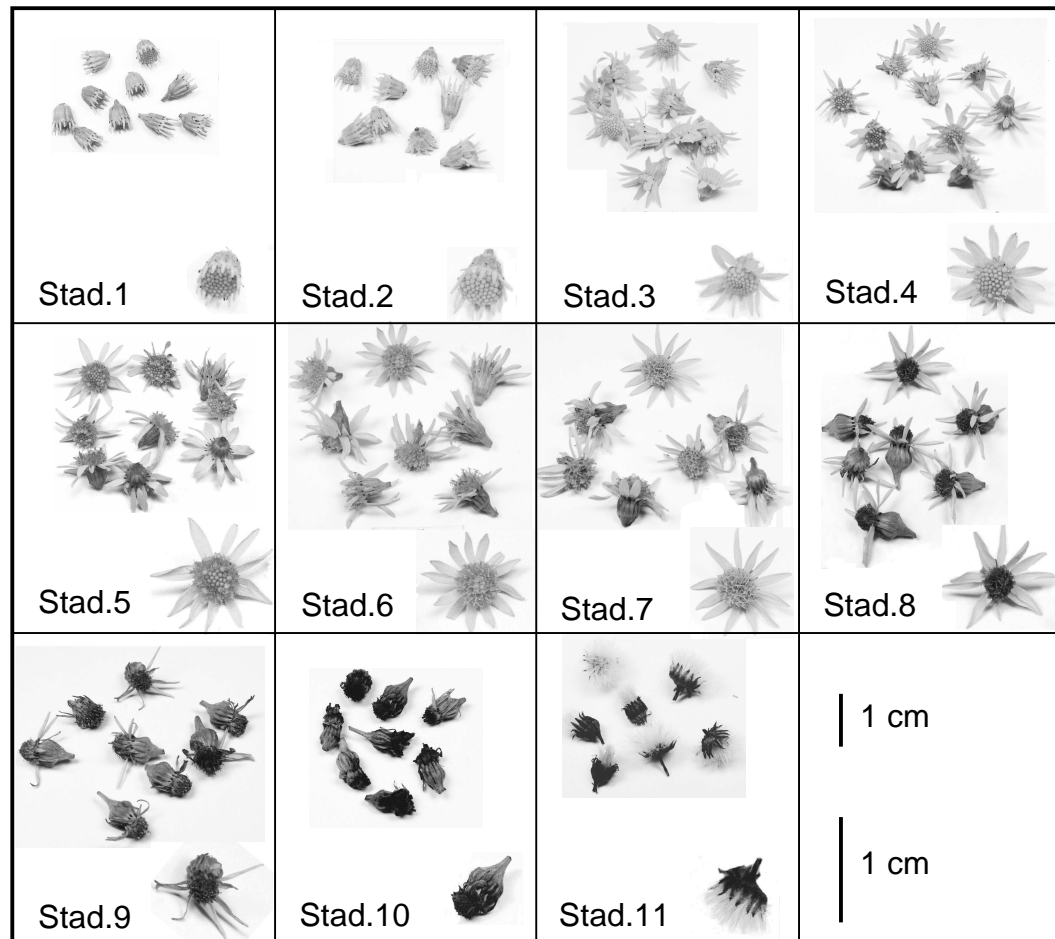


Abb. 37: Entwicklungsstadien der Blütenköpfchen.

Die Entwicklung der Blütenköpfchen wird in 11 verschiedene Stadien unterteilt (Definition der Entwicklungsstadien siehe Tab. 15). Stad.= Entwicklungsstadium.

Tendenziell nimmt die Biomasse der Blütenköpfchen (Abb. 38) mit steigendem Alter zu. Nach dem Entwicklungsstadium 10 nimmt die Biomasse stark ab, was vor allem daran liegt, daß von den Blütenköpfchen die vertrockneten Blütenkronröhren abfallen.

Der PA- Gehalt pro Blütenköpfchen (Abb. 39) steigt im Verlauf der Entwicklung der Blütenköpfchen an und nimmt bei den verschiedenen Pflanzen ab dem Entwicklungsstadium 7, 8 oder 10 wieder ab. Die PA- Konzentrationen der Blütenköpfchen (Abb. 39) verlaufen ähnlich wie die PA- Gehalte. Eine Ausnahme ist das weitere Ansteigen der PA- Konzentration zum Stadium 11 bei Pflanze 2, während die Blütenköpfchen der beiden anderen Pflanzen ab dem 7. bzw. 8. Stadium in der PA- Konzentration abfallen.

Entwicklungs- stadium Nr.	Beschreibung
1	Zungenblüten schmal, aufrecht und nicht nach außen gebogen. Röhrenblüten geschlossen, grüngelb
2	Zungenblüten lanzettlich, gerade oder leicht nach außen gebogen. Röhrenblüten geschlossen, gelb
3	Zungenblüten nach außen gebogen. Alle Röhrenblüten noch geschlossen und gelb
4	erster äußerer Röhrenblütenkreis geöffnet, Röhrenblüten gelb
5	1-3 äußere Röhrenblütenkreise geöffnet (4 geschlossene Röhrenblütenkreise in der Mitte), Röhrenblüten gelb
6	1-3 innere Röhrenblütenkreise noch geschlossen (3-4 geöffnete äußere Röhrenblütenkreise), Röhrenblüten orange-gelb
7	alle Blüten geöffnet, Köpfchen noch gut erhalten, Röhrenblüten orange-braun
8	Köpfchen werden etwas kleiner, innere Röhrenblüten werden bräunlich
9	Köpfchen werden noch kleiner, z.T. Verlust der ersten Blütenblätter der Zungenblüten, innere Röhrenblüten braun
10	alle Kronröhren der Zungenblüten abgefallen oder trocken und braun, Röhrenblüten noch vollständig an den Blütenköpfchen, trocken und braun; Köpfchenboden noch grün, gesamtes Blütenköpfchen braun
11	Pappus gut sichtbar, noch nicht abgelöst, Köpfchenboden trocken und braun, aufgerissen, alle Kronblätter der Röhren- und Zungenblüten abgefallen

Tab. 15: Entwicklungsstadien der Blütenköpfchen.

Als Merkmale wurden vor allem der Entwicklungszustand der Zungen- und der Röhrenblüten herangezogen. Abb. 37 zeigt Abbildungen der einzelnen Stadien.

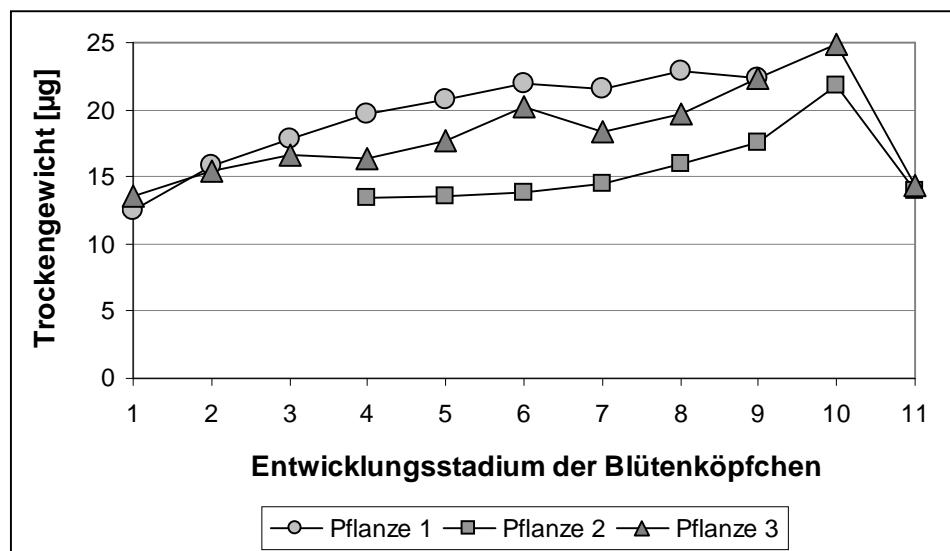


Abb. 38: Biomasse der Entwicklungsstadien der Blütenköpfchen.

Von 3 verschiedenen Pflanzen wurden an unterschiedlichen Erntezeitpunkten (Pflanze 1: 08.07.1998, Pflanze 2: 13.08.1998, Pflanze 3: 21.07.1999) alle vorhandenen Blütenköpfchen geerntet und nach Entwicklungsstadien sortiert. Die Pflanzen befanden sich am Standort 2 (siehe Kap. 2.3). Die Ernten fanden jeweils zur gleichen Tageszeit statt. Bei den Pflanzen 2 und 3 waren zum Erntezeitpunkt einige Entwicklungsstadien nicht vorhanden. Meßergebnisse siehe auch Tab. 52 im Anhang.

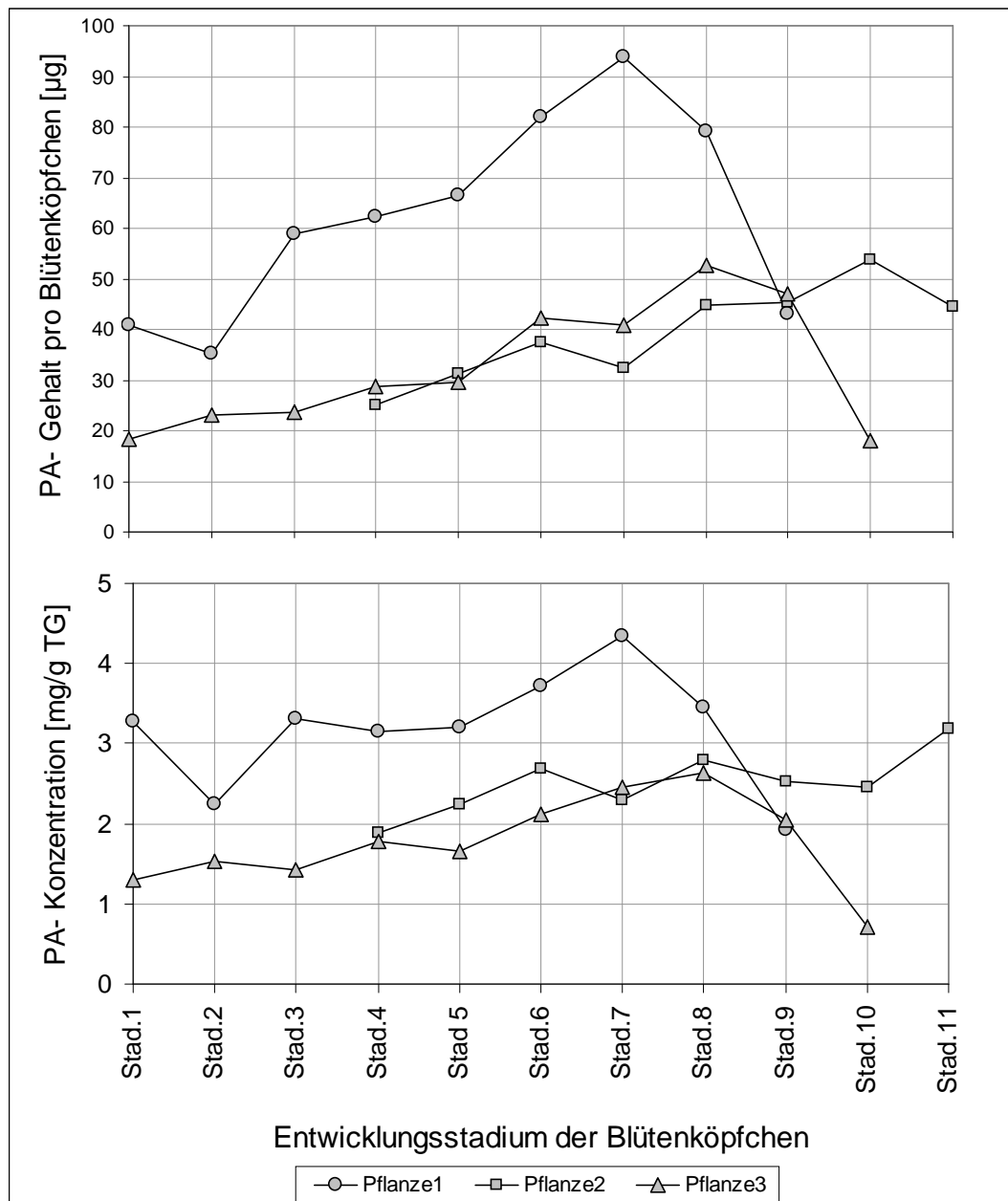


Abb. 39: PA- Gehalt pro Blütenköpfchen und PA-Konzentration der verschiedenen Entwicklungsstadien der Blütenköpfchen.

Beschreibung der untersuchten Pflanzen siehe Abb. 38, Beschreibung der Entwicklungsstadien siehe Abb. 37 und Tab. 15. Meßergebnisse siehe auch Tab. 53 im Anhang. Stad. = Entwicklungsstadium.

Die PA-Muster schwanken mit der Entwicklung der Blütenköpfchen nur wenig (Abb. 40). Die Schwankungen in den Gesamt-PA-Konzentrationen und den relativen PA-Gehalten (minimale, maximale Werte und relative Standardabweichungen) sind in Tab. 16 angegeben. Die Gesamt- PA- Konzentrationen der verschiedenen Entwicklungsstadien schwanken bei den 3 Pflanzen mit einer relativen Standardabweichung zwischen 14,7 % und 36,4 %. Das PA mit dem größten relativen Gehalt, Jacobin (PA 7), hat die geringste Schwankungsbreite (cv) zwischen den Entwicklungsstadien, sie liegt bei den 3 untersuchten Pflanzen zwischen 4,4 % und 5,5 %. Die PAs, die in geringeren relativen Gehalten vorkommen, schwanken zwischen den einzelnen Entwicklungsstadien stärker.

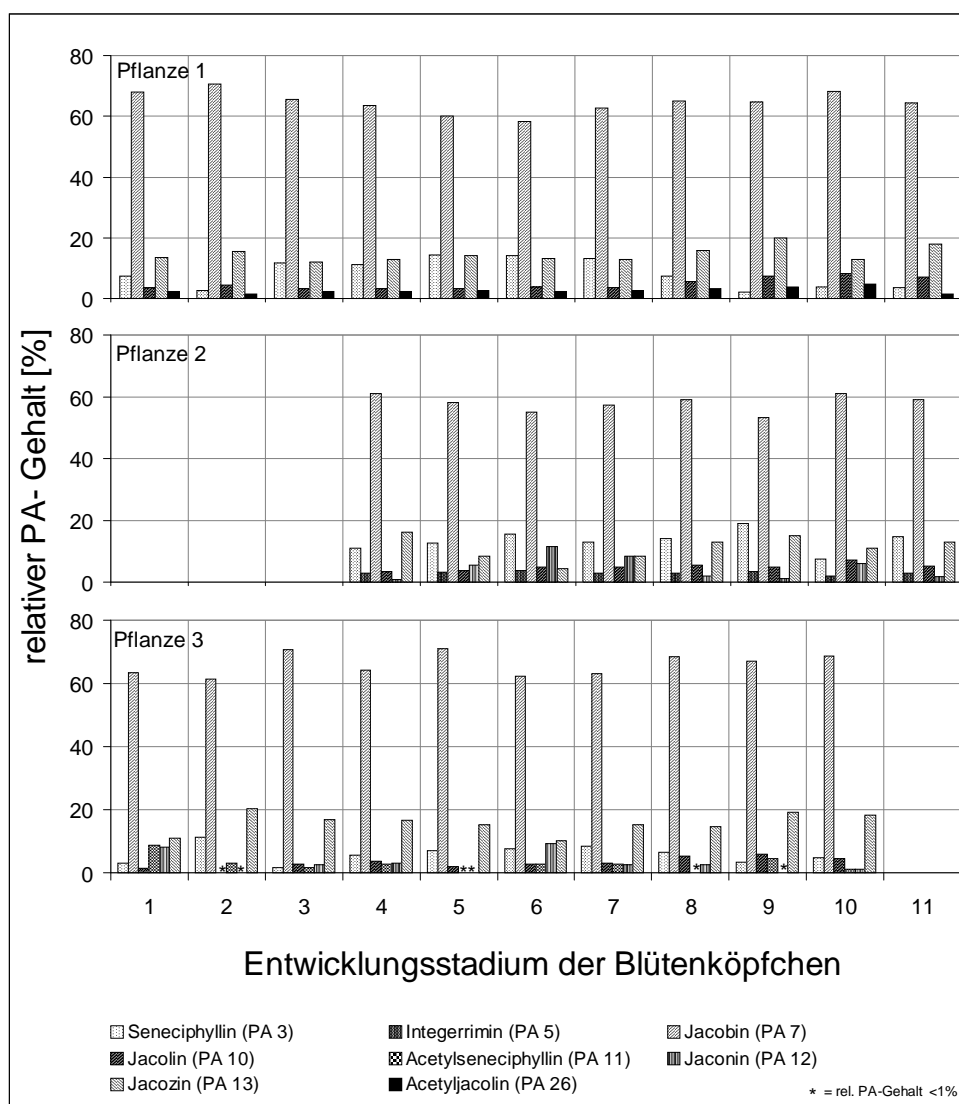


Abb. 40: PA-Muster der verschiedenen der Blütenköpfchen-Entwicklungsstadien.

Beschreibung der untersuchten Pflanzen siehe Abb. 38, Beschreibung der Entwicklungsstadien siehe Abb. 37 und Tab. 15. Angegeben sind für die Pflanzen die PAs, die in mindestens einem der Entwicklungsstadien mit einem Anteil von > 4% vorkommen.*= das entsprechende PA kommt in diesem Stadium nur mit einem relativen PA- Gehalt <1% vor. Ergebnisse siehe auch Tab. 54 im Anhang.

Pflanze Nr.	Vergleich aller Entwicklungsstadien	Gesamt- PA-Konzentration [mg/g TG]	Alkaloide (relativer PA- Gehalt)					
			PA 3	PA 7	PA 10	PA 11	PA 12	PA 13
1	minimaler Wert	0,51	2,0	58,4	3,1	-	-	11,9
	maximaler Wert	4,34	14,3	70,7	8,2	-	-	20,1
	cv	36,4%	55,5%	5,2%	37,3%	-	-	16,1%
2	minimaler Wert	1,88	7,6	53,2	3,5	-	1,0	4,3
	maximaler Wert	3,18	19,0	61,1	7,2	-	11,4	16,2
	cv	14,7%	23,4%	4,4%	21,1%	-	76,9%	33,3%
3	minimaler Wert	0,72	1,8	71,1	tr	tr	tr	10,9
	maximaler Wert	2,64	11,3	61,4	5,8	8,9	9,4	20,3
	cv	30,6%	45,6%	5,2%	n.b.	n.b.	n.b.	19,9%

Tab. 16: Schwankungen zwischen den 11 Entwicklungsstadien der Blütenköpfchen in den Gesamt-PA-Konzentrationen und den relativen PA- Gehalten.

Es sind die minimalen und die maximalen relativen PA- Gehalte aufgeführt sowie die relative Standardabweichung (cv[%]). Beschreibung der untersuchten Pflanzen siehe Abb. 38. n.b.= nicht bestimmbar, tr = relativer PA- Gehalt <1%, cv[%] = relative Standardabweichung.

Ein weiteres Ziel dieses Versuches sollte die Auswahl eines geeigneten Blütenköpfchen- Entwicklungsstadiums sein, um verschiedene Pflanzen anhand der Blütenköpfchen miteinander vergleichen zu können. Die Wahl fiel auf das Entwicklungsstadium 5. Die Blütenköpfchen befinden sich nur für einen kurzen Zeitraum (nach eigenen Beobachtungen 1-2 Tage, je nach Witterungsbedingungen) in diesem morphologischen Stadium, was eine gute Vergleichbarkeit der geernteten Blütenköpfchen gewährleistet. Die PA-Konzentrationen der Blütenköpfchen des Entwicklungsstadiums 5 liegen im mittleren Bereich der während der gesamten Entwicklung von den Blütenköpfchen erreichten PA-Konzentrationen. Auch dieses Merkmal erscheint für vergleichende Untersuchungen geeignet. Für alle weiteren vergleichenden Untersuchungen von Blütenköpfchen in dieser Arbeit wurde daher das Entwicklungsstadium 5 verwendet. Nur für die Populationsuntersuchung des Standortes bei Hannover (Kap. 3.5.1) wurden Blütenköpfchen eines anderen Stadiums (Entwicklungsstadium 7) verwendet, da die Untersuchung vor dem hier beschriebenen Versuch durchgeführt wurde.

3.3.3 Veränderungen in Blütenköpfchen im Verlauf der gesamten Vegetationsperiode

In diesem Kapitel wird untersucht, ob es im Laufe der Pflanzenentwicklung während der gesamten Vegetationsperiode in den Blütenköpfchen Veränderungen in den PA-Konzentrationen und den PA- Mustern gibt. Für diesen Versuch wurden Blütenköpfchen des Entwicklungsstadiums 5 verwendet, die in vorhergehenden Versuchen (Kap. 3.3.2) als gut vergleichbar befunden wurden. Die Untersuchungen wurden über den gesamten Zeitraum einer Vegetationsperiode, in dem die Pflanzen Blütenköpfchen des Entwicklungsstadiums 5 trugen, parallel an 6 verschiedenen Pflanzen durchgeführt.

In Tab. 17 sind die morphologischen Daten zu den untersuchten Pflanzen zusammengestellt. Die Veränderung der Biomasse der Blütenköpfchen im Verlauf der Vegetationsperiode wird in Abb. 41 gezeigt.

Pflanze Nr.	Sproßzahl	Höhe der einzelnen Sprosse [cm]	Gesamte Anzahl der Blütenköpfchen
1	5	72,63,63,61,50	720
2	4	63,54,54,42	1200
3	6	96,85,26,26,26,26	430
4	3	63,63,50	270
5	4	54,50,50,47	340
6	2	77,70	290

Tab. 17: Morphologische Daten der 6 untersuchten Pflanzen (am 13.07.2000).

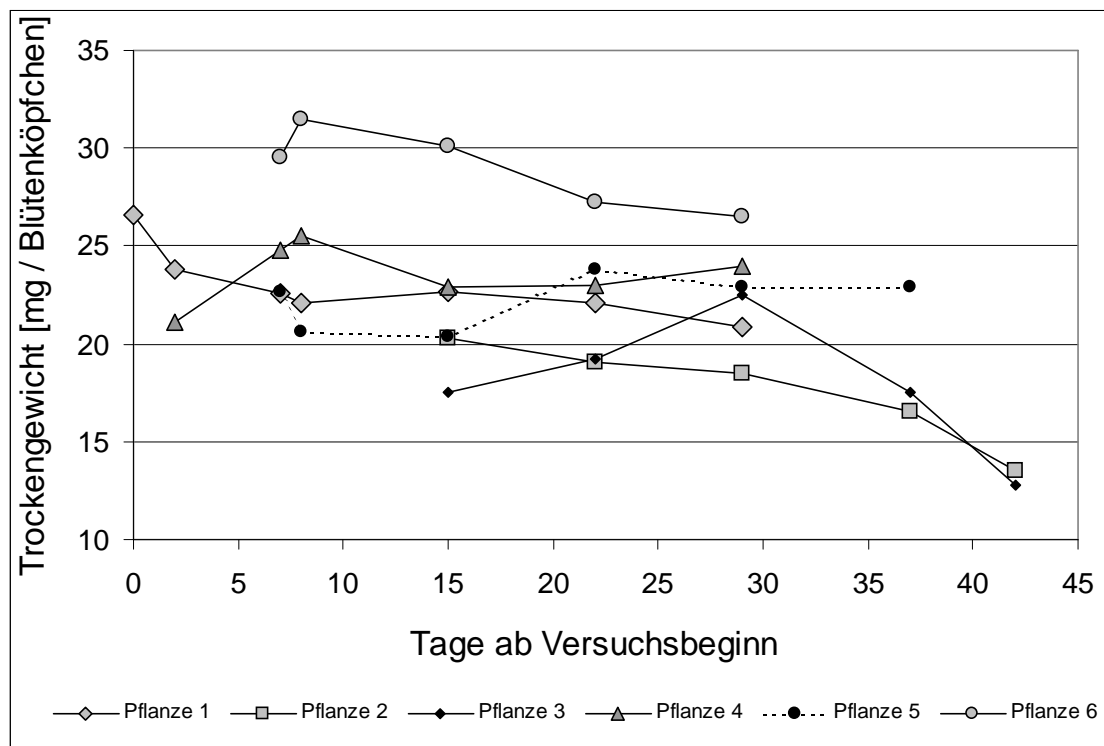


Abb. 41: Veränderung in der Biomasse von Blütenköpfchen im Verlauf der Vegetationsperiode bis zum Verblühen der Blütenköpfchen.

Es wurden jeweils Blütenköpfchen des Entwicklungsstadiums 5 (siehe Kap. 3.3.2) untersucht. Die Ernte fand an den verschiedenen Erntetagen jeweils zum vergleichbaren Tageszeitpunkt (zwischen 15.00 und 17.00 Uhr) statt. Die Pflanzen waren 2-jährig und befanden sich am Standort Nr. 2 (siehe Kap. 2.3). Die Meßwerte siehe auch Tab. 55 im Anhang. Tag 0 = 20.06.2000, Tag 45 = 04.08.2000

In der Tendenz ist eine Abnahme des Trockengewichtes der Blütenköpfchen im Verlauf der Vegetationsperiode zu beobachten. Die Abnahme des Trockengewichtes könnte mit der zunehmenden Blütenköpfchenzahl der Pflanzen im Verlauf der Blütezeit zusammenhängen, die Nährstoffe müssen sich dann auf immer mehr Blütenköpfchen verteilen.

Die Veränderungen der Gesamt-PA-Konzentrationen und der PA-Muster in den Blütenköpfchen im Verlauf der Vegetationsperiode ist in Abb. 42 angegeben. Gleichzeitig werden Daten zum Klima im Versuchszeitraum (Temperatur und Luftfeuchte) mit angegeben. Die PA-Konzentration schwankt im Versuchszeitraum bei den untersuchten Pflanzen verschieden stark (prozentuale Angaben der Schwankungen siehe Tab. 18). Auch die PA-Muster schwanken je nach Klon verschieden stark.

Der Änderungen der PA-Konzentrationen und der PA-Muster verlaufen nicht für alle Klone gleichmäßig. Alle untersuchten Pflanzen, die am 7. und 8. Tag geerntet wurden, zeigen einen starken Abfall in der Gesamt-PA-Konzentration zum 8. Tag. Diese Beobachtung könnte für einen gemeinsamen äußeren, klimatisch bedingten Einfluß auf alle Pflanzen sprechen. Am 8. Tag wurde die geringste Temperatur des gesamten Meßzeitraumes verzeichnet, vielleicht ist der beobachtete Effekt durch die niedrige Temperatur verursacht worden. Ein eindeutiger Einfluß des Klimas auf die PA-Konzentration oder auf die PA-Muster ist aber grundsätzlich nicht festzustellen.

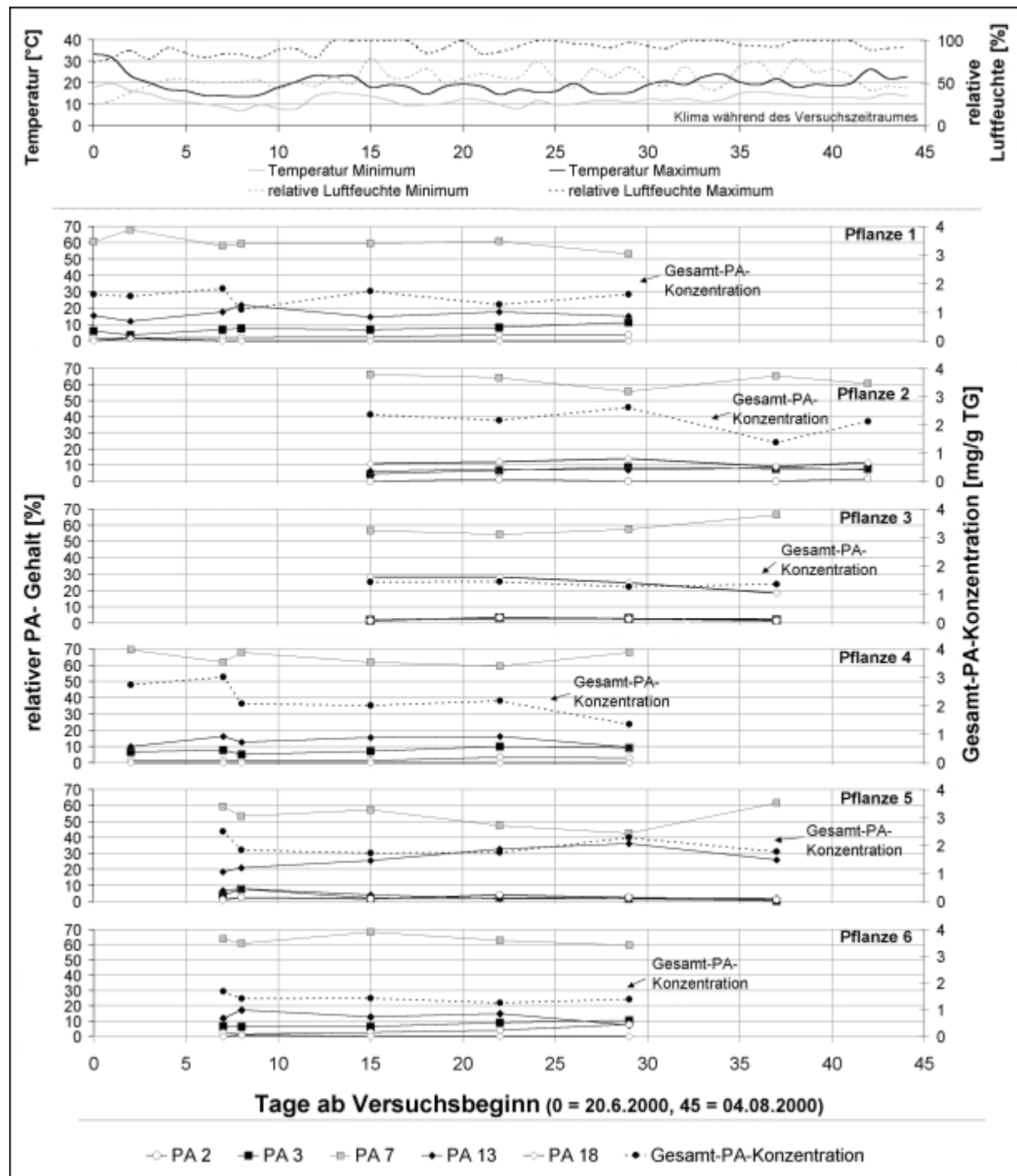


Abb. 42: Veränderung in den Gesamt-PA-Konzentrationen und in den relativen PA- Gehalten in Blütenköpfchen im Verlauf der Vegetationsperiode bis zum Verblühen der Blütenköpfchen.

Es wurden 6 Pflanzen untersucht, die Blütenköpfchen befanden sich im Entwicklungsstadium 5 (Angaben zu den Entwicklungsstadien siehe Kap.3.3.2). Die Klimadaten stammen von der Wettermeßstation der FAL Braunschweig (ca. 6 km vom Versuchsfeld entfernt, gemessen in 2 m Höhe) und wurden freundlicherweise vom Deutschen Wetterdienst zur Verfügung gestellt. Weitere Erklärungen zu dem Pflanzenmaterial und den Erntezeitpunkten siehe Abb. 41. Ergebnisse siehe auch Tab. 56 im Anhang.

Die Schwankungen in den Gesamt-PA-Konzentrationen und den relativen PA-Gehalten während des Versuchszeitraumes sind in Tab. 18 zusammengefasst.

Pflanze Nr.	Veränderung im Versuchs- zeitraum	Gesamt- PA- Konzentration [mg/g TG]	Alkaloide (relativer PA- Gehalt)				
			PA 2	PA 3	PA 7	PA 13	PA 18
1	minimaler Wert	1,10	1,6%	3,4%	53,3%	11,8%	0,0%
	maximaler Wert	1,83	3,6%	11,3%	68%	21,8%	1,5%
	cv	15,6%	30,6%	30,8%	6,7%	17,9%	n.b.
2	minimaler Wert	1,38	tr	4,4%	55,9%	6,3%	9,2%
	maximaler Wert	2,63	1,5%	8,6%	66,3%	8,2%	14,2%
	cv	19,6%	n.b.	20,5%	6,1%	8,3%	13,9%
3	minimaler Wert	1,27	1,5%	1,9%	54,5%	1,9%	18,3%
	maximaler Wert	1,46	3,5%	3,3%	66,4%	2,8%	28,4%
	cv	5,2%	36,8%	24,3%	7,6%	13,4%	16,3%
4	minimaler Wert	1,35	1,2%	5,0%	59,5%	9,6%	tr
	maximaler Wert	3,03	3,2%	10,1%	69,6%	16,3%	tr
	cv	24,1%	40,6%	21,6%	5,9%	20,7%	n.b.
5	minimaler Wert	1,73	1,2%	1,7%	42,8%	1,5%	18,5%
	maximaler Wert	2,51	4,1%	7,6%	61,7%	8,0%	36,2%
	cv	15,2%	47,4%	63,2%	12,4%	63,6%	23,2
6	minimaler Wert	1,26	1,4%	6,3%	59,9%	7,3%	0,0%
	maximaler Wert	1,68	7,7%	10,3%	68,4%	17,2%	1,0%
	cv	9,6%	61,5%	21,4%	4,6%	25,9%	n.b.

Tab. 18: Schwankungen der Gesamt-PA-Konzentration und der relativen PA- Gehalte von Blütenköpfchen in dem Zeitraum der gesamten Blütezeit.

Es sind die minimalen und die maximalen relativen PA- Gehalte aufgeführt sowie die relative Standardabweichung (cv[%]) der Werte über den Versuchszeitraum. Weitere Erläuterungen zur Versuchsdurchführung siehe Abb. 42.

n.b.= nicht bestimmbar, tr = relativer PA- Gehalt <1%, cv[%] = relative Standardabweichung

Die PA-Schwankungen im Versuchszeitraum sind gesamt betrachtet nicht sehr groß. Für die in relativ geringen Anteilen vorkommenden PAs sind die prozentualen Schwankungen deshalb höher, weil der minimale Wert sehr klein ist und demzufolge schon geringere Zunahmen im PA- Anteil zu hohen prozentualen Zunahmen führen. Das Hauptalkaloid Jacobin (PA 7) schwankt bei allen Pflanzen über den gesamten Untersuchungszeitraum relativ betrachtet (cv maximal 12,4%) am geringsten.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß sich die Biomassen, die PA-Konzentrationen und die PA- Muster der Blütenköpfchen im Laufe der Vegetationsperiode nicht dramatisch verändern.

3.4 PA-Schwankungen im Tagesverlauf

Um Aufschluß darüber zu bekommen, ob die PAs in den Pflanzen tageszeitlichen Schwankungen unterliegen, wurde die PAs in den Blütenköpfchen einer Pflanze über einen Zeitraum von 2 Tagen (Kap. 3.4.1) und in einem anderen Versuch die PAs in den Blütenköpfchen von 3 Pflanzen über einen Zeitraum von einem Tag (Kap. 3.4.2) untersucht. Die untersuchten Pflanzen hatten mehrere von der Wurzel aus verzweigte Sprosse (schematische Darstellung siehe Abb. 43). Die zu den einzelnen Zeitpunkten geernteten Blätter und Blütenköpfchen wurden jeweils vom selben Sproß genommen, der Sproß wurde im weiteren Versuchsverlauf dann nicht mehr verwendet.

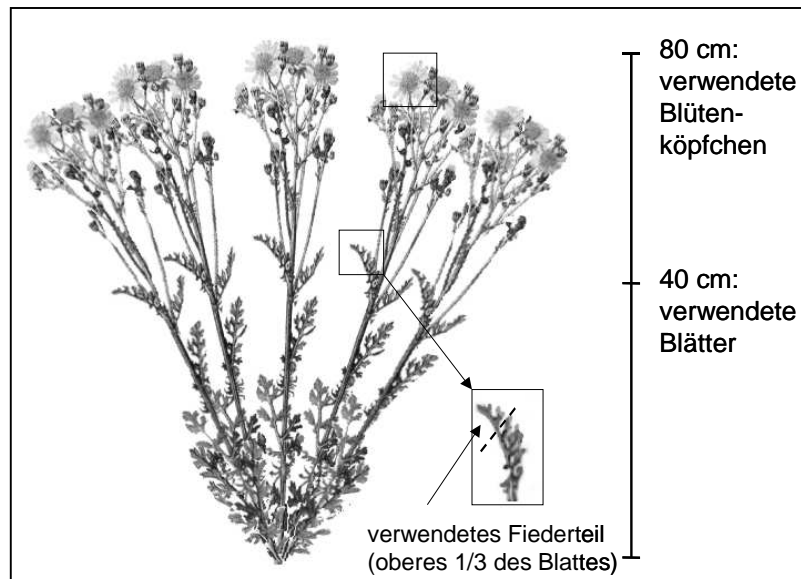


Abb. 43: Für den Versuch verwendeten Pflanzenteile.

Die untersuchten Pflanzen hatten mehrere vom Wurzelstock ausgehende Sprosse. Pro Probenzeitpunkt wurden von jeweils einem der Sprosse Blütenköpfchen (jeweils 5 Stück) und vom selben Sproß Blätter (jeweils ein Teil eines Blattes) geerntet. Jeder Sproß wurde nur 1x beerntet. Die verwendeten Blütenköpfchen (Entwicklungsstadium 5) befanden sich in 80 cm Höhe, die Blätter in 40 cm Höhe direkt unterhalb der Verzweigung zu den Infloreszenzen. Im Kap. 3.2.4 konnte nachgewiesen werden, daß an einer Pflanze die Blätter von verschiedenen Sprossen derselben Pflanze direkt unterhalb der Verzweigung zu den Infloreszenzen qualitativ gut vergleichbar sind. Von den Blättern wurde nur das obere 1/3 des Blattes verwendet, der Rest verblieb an der Pflanze.

3.4.1 Tagesverlauf einer Pflanze

Von einer Pflanze wurden über einen Zeitraum von 2 Tagen alle 6h Blütenköpfchen und Blätter geerntet (Abb. 44). Die Versuchsbedingungen und das verwendete Pflanzenmaterial entsprechen den in Abb. 43 beschriebenen Bedingungen.

Im Tagesverlauf schwankt die PA-Konzentration in den Blättern deutlich, die maximale Konzentration liegt bis zu 2,5-fach höher als der minimale Wert des gleichen Tages. Die Schwankungen sind dabei an den beiden untersuchten Tagen nicht ganz einheitlich. An beiden Tagen steigt die PA-Konzentration in den Morgenstunden an und fällt im Tagesverlauf wieder ab. Das PA-Muster der Blätter verändert sich im Untersuchungszeitraum hingegen nur sehr wenig. Auch in der PA-Konzentration der Blütenköpfchen gibt es tageszeitliche Schwankungen. Sie sind

allerdings deutlich geringer als bei den Blättern. Der maximale Wert liegt bis zu 1,6-fach über dem des minimalen Wertes des gleichen Tages.

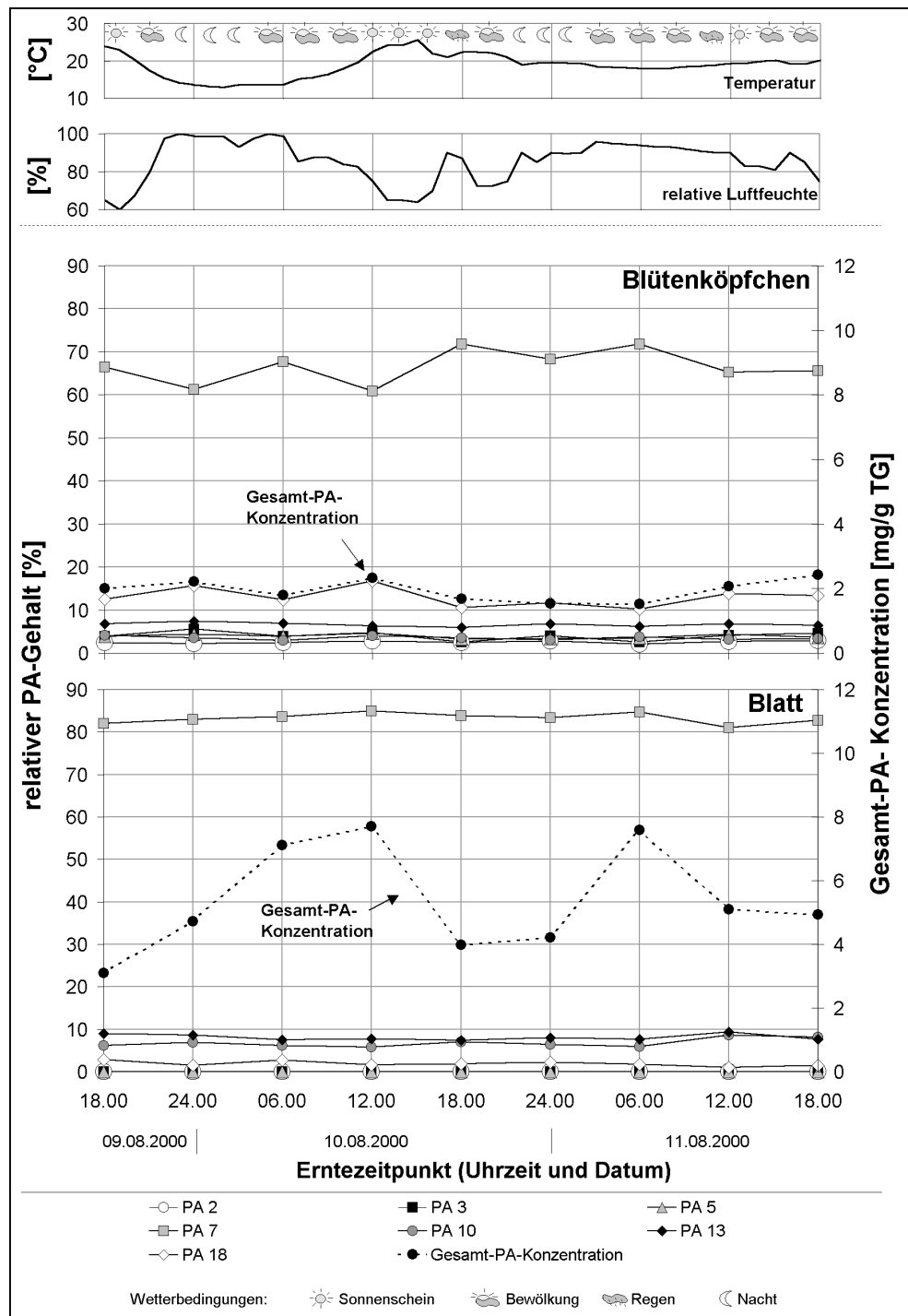


Abb. 44: Tageszeitliche Unterschiede in den PA- Mustern und den PA- Konzentrationen von Blütenköpfchen und Blättern einer Pflanze.

Von einer blühenden *S.jacobaea*-Pflanze mit neun vom Wurzelstock verzweigenden Sprossen wurden alle 6h von einem Sproß Blütenköpfchen und Blattstücke geerntet. Die geernteten Blütenköpfchen und Blätter waren im Entwicklungszustand definiert (siehe Abb. 43). Die Klimadaten wurden mit einem auf dem Versuchsfeld stehenden Hygrometer aufgenommen, die Wetterbedingungen nach Beobachtung aufgezeichnet. Ergebnisse siehe auch Tab. 57 im Anhang.

Das PA-Muster schwankt in den Blütenköpfchen im Tagesverlauf stärker als in den Blättern, vor allem Jacobin (PA 7) und Erucifolin (PA 18) schwanken in den PA-Gehalten, und zwar in einem 6- stündigen Rhythmus. Das Klima (Temperatur,

Luftfeuchte und Sonnenscheinbedingungen) hat bei den Blättern und den Blütenköpfchen keine erkennbare Auswirkung auf die PA- Konzentration und die PA-Muster.

3.4.2 Vergleichender Tagesverlauf mehrerer Pflanzen

Um abzusichern, ob die PA- Schwankungen zufällig sind oder eher einem geregelten Mechanismus unterliegen, wurden die Tagesschwankungen unter vergleichbaren Versuchsbedingungen an 3 gleichentwickelten Pflanzen des gleichen Standortes (Standort 2, siehe Kap. 2.3) untersucht. Die Versuchsbedingungen und das verwendete Pflanzenmaterial entsprechen den in Abb. 43 beschriebenen Bedingungen. Im Folgenden sind die Ergebnisse für die Blätter (Abb. 45) und die Blütenköpfchen (Abb. 46) in getrennten Abbildungen dargestellt.

Die PA-Konzentrationen der Blätter (Abb. 45) schwanken im Tagesverlauf auch bei diesen Pflanzen deutlich, die maximale Konzentration liegt bei Pflanze 1 um das ca. 3,5-fache, bei Pflanze 2 um das 2,9-fache und bei Pflanze 3 um das 2,3-fache höher als die jeweiligen minimalen Konzentrationen. Die Pflanzen unterscheiden sich etwas im Verlauf der Konzentrationschwankungen zwischen 20.30 Uhr am 27.07.2000 und 2.30 Uhr am 28.07.2000. Einheitlich für alle Pflanzen ist ab 2.30 Uhr die Abnahme der PA-Konzentration bis 8.30 Uhr und danach ein Anstieg in der PA- Konzentration bis 14.00 Uhr. Auch in diesem Versuch verändert sich, wie in den Untersuchungen des vorherigen Kapitels, das PA-Muster der Blätter im Untersuchungszeitraum nur sehr wenig.

Die PA-Konzentrationen der Blütenköpfchen (Abb. 46) zeigen bei allen untersuchten Pflanzen tageszeitliche Schwankungen, die aber deutlich geringer sind als die Konzentrations-Schwankungen in den Blättern. Die maximale PA- Konzentration der Blütenköpfchen liegt bei Pflanze 1 und Pflanze 2 um ca. 1,5-fach, und bei Pflanze 3 nur um ca. 1,3-fach höher als die jeweils erreichte minimale PA-Konzentration. Die PA-Muster der Blütenköpfchen sind im Tagesverlauf variabler als in den Blättern, ebenfalls wie im vorherigen Versuch (Kap. 3.4.1) schwanken auch hier in den Blütenköpfchen vor allem die Hauptalkaloide Jacobin (PA 7) und Erucifolin (PA 18), soweit in den Pflanzen vorhanden, wenn auch nicht immer in einem 6-stündigen Rhythmus.

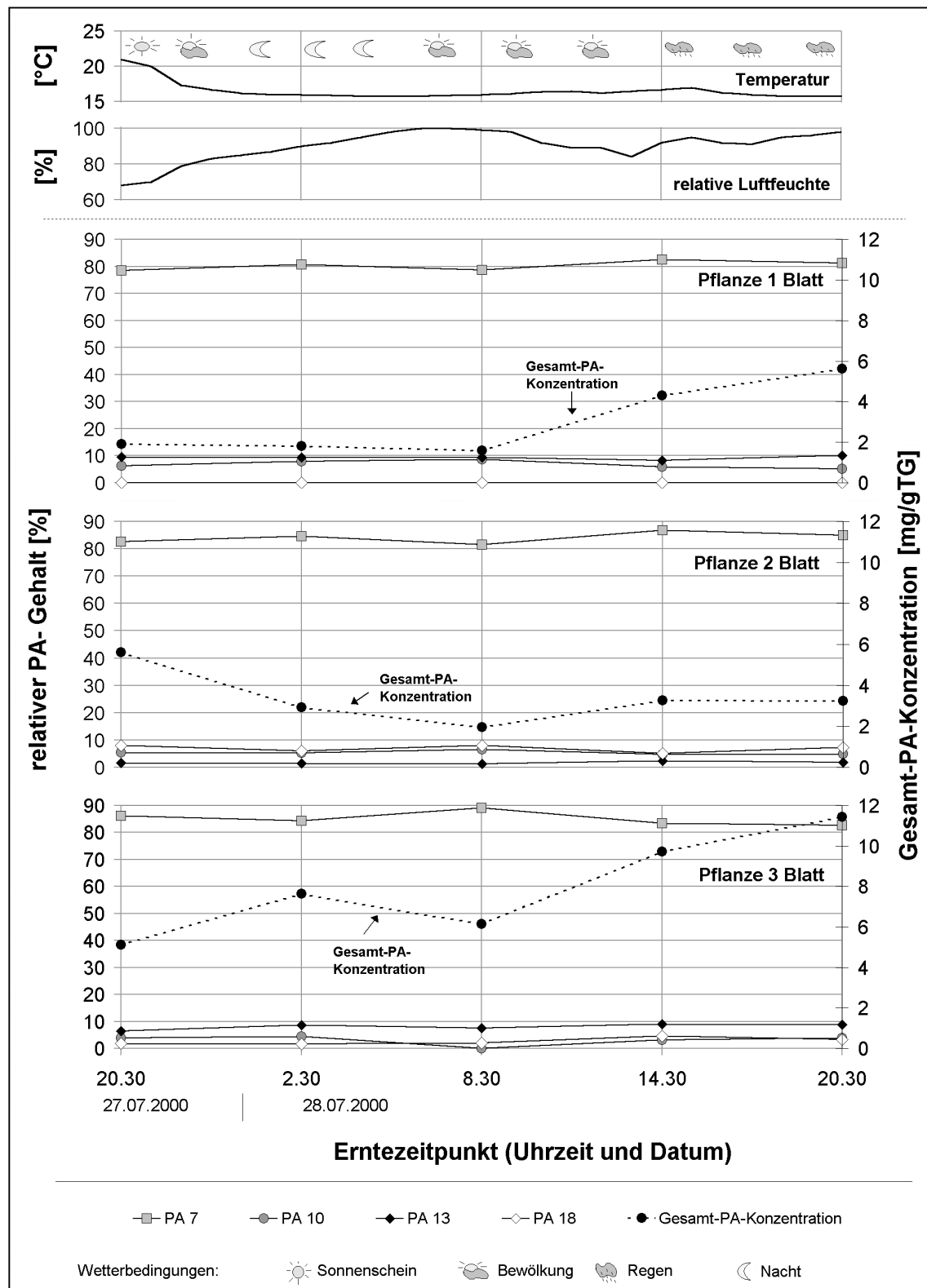


Abb. 45: Tageszeitliche Unterschiede in den PA- Mustern und den PA- Konzentrationen von Blättern drei verschiedener Pflanzen über einen Zeitraum von 24 h hinweg.

Die Probenahme erfolgte alle 6 h gleichzeitig an den 3 Pflanzen. Es wurden jeweils Blätter vergleichbarer Position und vergleichbaren Entwicklungsstadiums verwendet. Die geernteten Blätter waren im Entwicklungszustand definiert (siehe Angaben in Abb. 43). Die Klimadaten wurden mit einem auf dem Versuchsfeld stehenden Hygrometer aufgenommen, die Wetterbedingungen nach Beobachtung aufgezeichnet. Ergebnisse siehe auch Tab. 58 im Anhang.

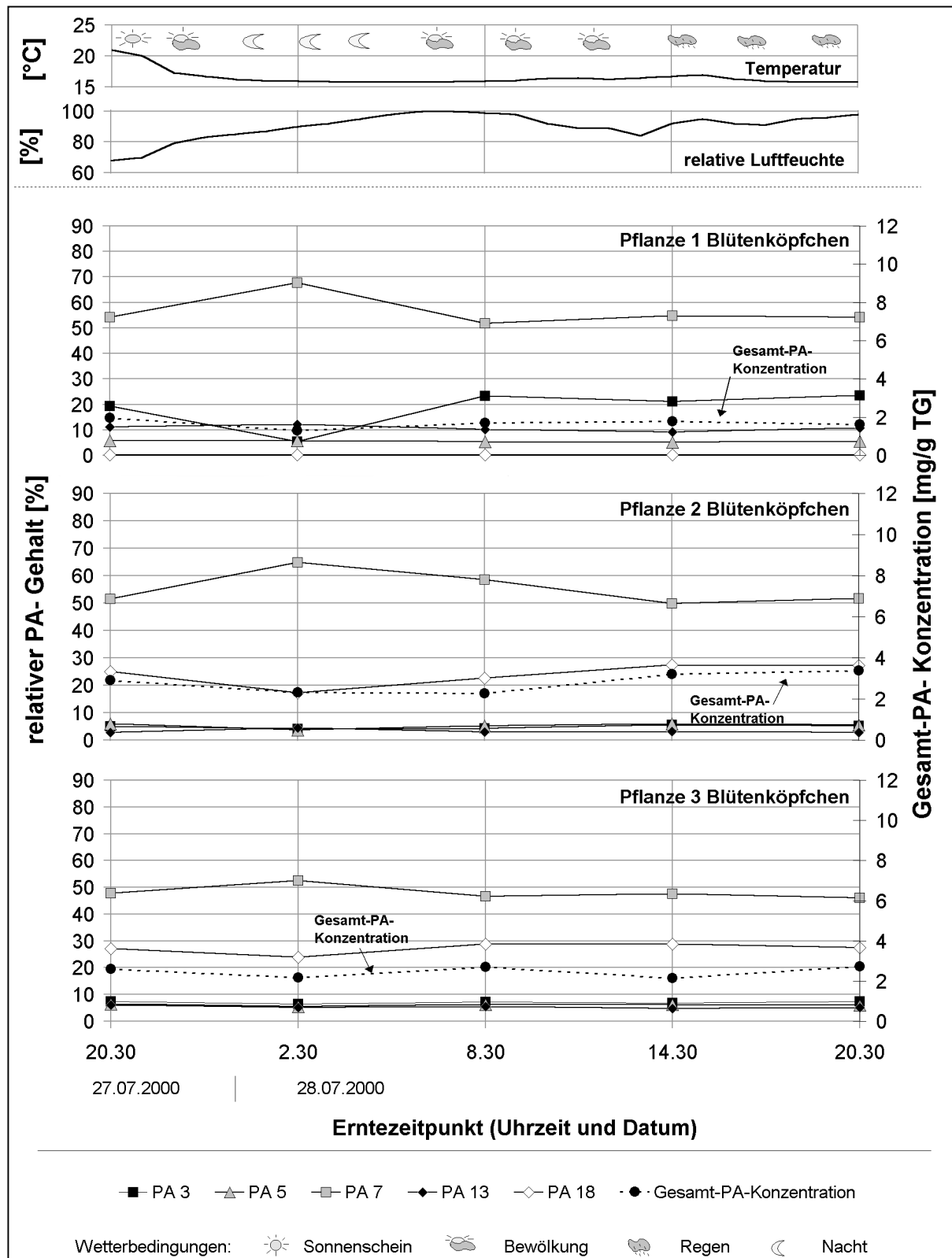


Abb. 46: Tageszeitliche Unterschiede in den PA- Mustern und den PA- Konzentrationen bei Blütenköpfchen von drei verschiedenen Pflanzen über einen Zeitraum von 24 h hinweg.

Die Probenahme erfolgte alle 6 h gleichzeitig an den 3 Pflanzen. Die geernteten Blütenköpfchen waren im Entwicklungszustand definiert (Entwicklungsstadiums 5, siehe Angaben in Abb. 43). Die Klimadaten wurden mit einem auf dem Versuchsfeld stehenden Hygrometer aufgenommen, die Wetterbedingungen nach Beobachtung aufgezeichnet. Ergebnisse siehe auch Tab. 58 im Anhang.

Das Klima (Temperatur, Luftfeuchte und Sonnenscheinbedingungen) hat weder bei den Blättern noch bei den Blütenköpfchen eine erkennbare Auswirkung auf die PA-Konzentration und die PA- Muster.

Bei dem Vergleich der 3 untersuchten Pflanzen fällt auf, daß die Veränderung der PA-Muster und der PA-Konzentrationen in den Blütenköpfchen bei allen Pflanzen in etwa gleich verläuft. Die Blütenköpfchen aller Pflanzen haben zwischen 20.30 Uhr (27.07.2000) und 2.30 Uhr eine Abnahme in der PA-Konzentration, die bis zur letzten Messung um 20.30 Uhr des nächsten Tages (28.07.2000) wieder ansteigt. Die Verläufe von Jacobin und von Erucifolin, falls vorhanden, sind für alle Pflanzen ähnlich. Diese für alle Pflanzen ähnlichen Verläufe könnten ein Hinweis auf geregelte Mechanismen sein, die für die verschiedenen Pflanzen ähnlich ablaufen.

Zusammenfassung des Kapitels 3.4:

Bei allen durchgeführten Versuchen waren die Schwankungen der PA-Konzentrationen im Tagesverlauf bei den Blättern immer größer als bei den Blütenköpfchen. Die Schwankungen in den PA-Mustern waren hingegen bei den Blütenköpfchen größer als in den Blättern. Ein deutlicher Einfluß der klimatischen Bedingungen konnte nicht festgestellt werden, aber es konnten für verschiedene Pflanzen gleichartig verlaufende Rhythmen in der Veränderung der PA-Konzentrationen und den PA- Mustern gefunden werden, was als ein Hinweis darauf angesehen werden kann, daß die Mechanismen bezüglich der PA- Biosynthese, des PA- Transportes und der PA- Speicherung in den Pflanzen geregelt ablaufen.

3.5 PA- Variabilität in natürlichen *S. jacobaea*- Populationen

Nachdem in den vorhergehenden Kapiteln eine Reihe von Aussagen zu den PA-Schwankungen innerhalb von Pflanzen gemacht werden konnten, soll im Folgenden untersucht werden, inwieweit sich die Pflanzen einzelner *S. jacobaea*-Populationen und Pflanzen verschiedener Populationen in den PAs unterscheiden. Es wurden jeweils Pflanzen vergleichbaren Entwicklungszustandes ausgewählt und die PA-Konzentrationen und PA-Muster der Blütenköpfchen untersucht.

3.5.1 Population in Hannover

Von 10 Pflanzen, die von einer Population auf einem Ruderalstandort in der Nähe von Hannover (Standort 1, siehe Kap. 2.3) stammten, wurden die Blütenköpfchen untersucht. Die PA-Konzentrationen der Blütenköpfchen (Abb. 47) schwanken in dieser Population um 48,9% um den Mittelwert. Die Blütenköpfchen der Pflanze 6 haben eine mehr als 5- fach höhere PA- Konzentration als die Blütenköpfchen der Pflanze 8.

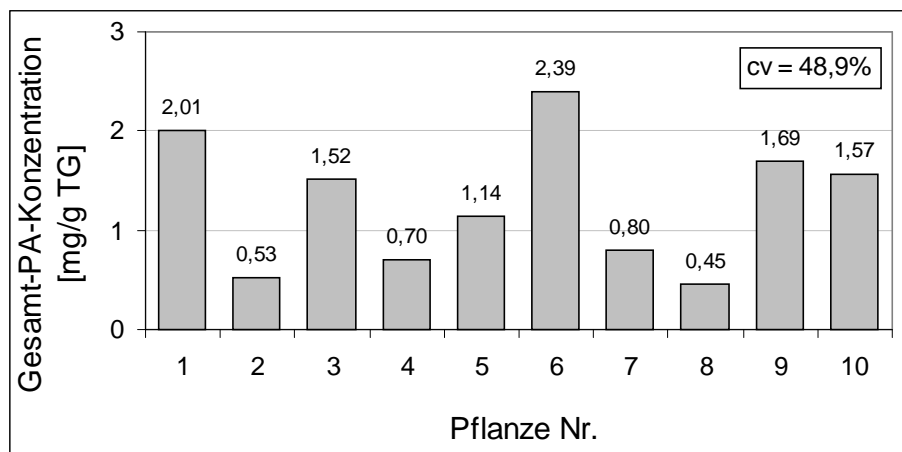


Abb. 47: PA-Konzentration in den Blütenköpfchen verschiedener *S. jacobaea*-Pflanzen einer Population bei Hannover.

Die Pflanzen befanden sich am Standort Nr. 1 (siehe Kap. 2.3 und Skizze der Pflanzenpositionen im Anhang). Es wurden von den Pflanzen Blütenköpfchen des Entwicklungsstadiums 7 (zu den Stadien siehe Kap. 3.3.2) von den Pflanzen zum selben Zeitpunkt geerntet. cv [%]= relative Standardabweichung.

Auch in den PA- Mustern gibt es zwischen den Pflanzen dieser Population große Unterschiede (Abb. 48), vor allem in den Alkaloiden Erucifolin (PA 18), Jacobin (PA 7) und Jaconin (PA 12). Nur die Pflanzen 1 und 10 haben Erucifolin, die anderen Pflanzen enthalten nicht einmal Spuren von Erucifolin. Bei den Pflanzen ohne Erucifolin ist das Hauptalkaloid Jacobin. Das Otonecintyp-PA Otsenin (PA 24) konnte nur bei einer Pflanze (Pflanze 9) in quantifizierbaren Mengen (> 1% relativer PA- Gehalt) gemessen werden, bei 3 der 10 Pflanzen war es nicht nachweisbar. Auch bei Eruciflorin und Acetylerucifolin (PA 25a und 25b) gab es deutliche Unterschiede, sie waren lediglich bei 3 Pflanzen (Pflanzen 1, 5 und 10) quantifizierbar. Am besten lassen sich die qualitativen PA-Schwankungen in der gesamten Population mit einer Box-Whisker-Darstellung darstellen (Abb. 49).

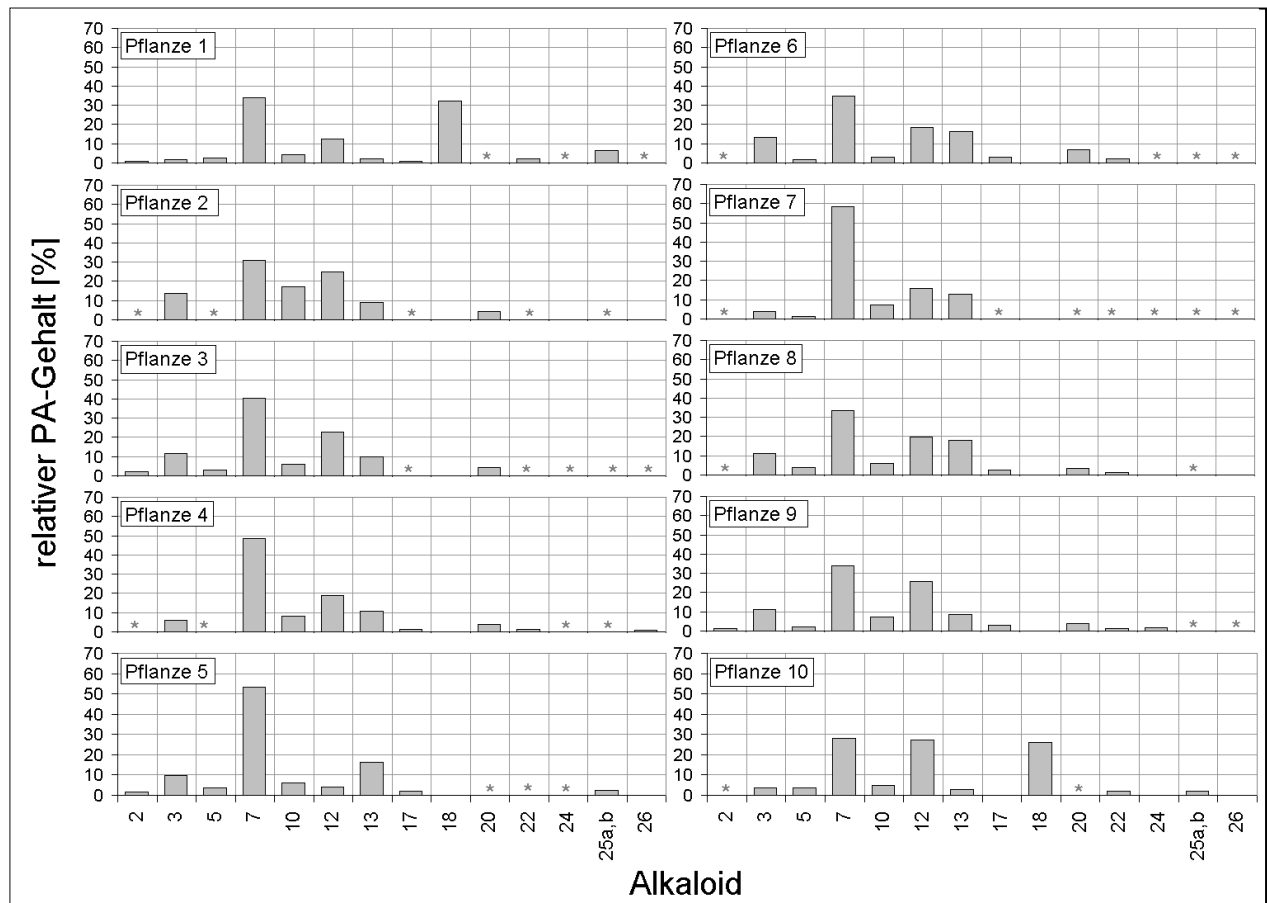


Abb. 48: PA-Muster der Blütenköpfchen verschiedener *S. jacobaea*-Pflanzen einer Population bei Hannover.

Die Pflanzen befanden sich am Standort Nr. 1 (siehe Kap. 2.3, Skizze der Pflanzenpositionen im Anhang Abb. 99). Es wurden von den Pflanzen Blütenköpfchen des Entwicklungsstadiums 7 (siehe Kap. 3.3.2) von den Pflanzen zum selben Zeitpunkt geerntet. *= nur in Spuren (<1% relativer PA- Gehalt) vorhanden. Ergebnisse siehe auch Tab. 59 im Anhang.

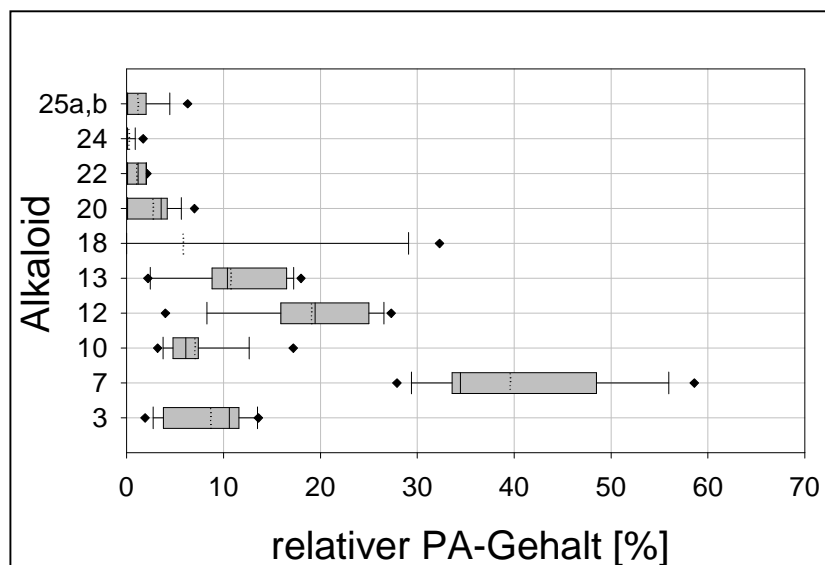


Abb. 49: Variabilität in den PA-Mustern der Blütenköpfchen der 10 untersuchten Pflanzen.

Erläuterungen siehe Abb. 48. Hinweise zur Box-Whisker-Darstellung im Kap. 2.6.3.

Am stärksten schwankt der Jacobin- Gehalt (PA 7), er liegt zwischen 28% und 59%, Der Jaconin- Gehalt (PA 12) schwankt zwischen 4% und 27%. Die übrigen PAs zeigen geringere Schwankungen.

3.5.2 Vergleich von Populationen im Dünengebiet Meijendel, Niederlande

Wie stark sich relativ nahe beieinander stehende, aber über viele Jahre hinweg räumlich getrennte Populationen von *S. jacobaea* in ihren PA-Konzentrationen und PA-Mustern unterscheiden, sollte mit dem folgenden Versuch gezeigt werden. Im Dünengebiet von Meijendel in den Niederlanden (Standort Nr. 3, Kap. 2.3) wurden 22 Populationen verglichen, die sich in einem Gebiet von etwa 2 x 3 km mit über 150 *S. jacobaea*-Populationen befanden. Von jeder Population wurden 3 blühende Pflanzen (von den Populationen 52 und 95 nur 2 Pflanzen) zufällig ausgewählt und Blütenköpfchen des Entwicklungsstadiums 5 dieser Pflanzen analysiert.

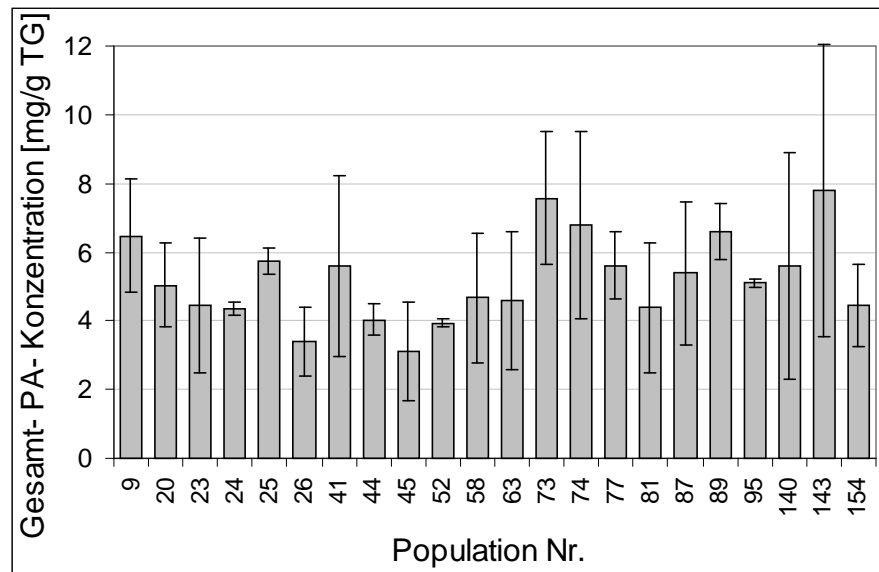


Abb. 50: PA- Konzentrationen der Blütenköpfchen verschiedener *S. jacobaea*-Populationen im Dünengebiet Meijendel.

Die Blütenköpfchen befanden sich im Entwicklungsstadium 5 (siehe Kap. 3.3.2). Die Ernte erfolgte am selben Tag zur vergleichbaren Tageszeit (am 19.08.1999 zwischen 10.50 Uhr und 13.10 Uhr). Dargestellt sind pro Population jeweils die Mittelwerte und Standardabweichungen von Blütenköpfchen dreier Pflanzen (Populationen 52 und 95: zweier Pflanzen). Die Pflanzen befanden sich in einem Gebiet mit einer Ausdehnung von etwa 2 x 3 km in dem Dünengebiet von Meijendel (Standort Nr. 3, Kap. 2.3), in dem sich etwa 150 *S. jacobaea*-Populationen befinden. Angaben zu den Konzentrationen der Blütenköpfchen der einzelnen Pflanzen siehe Anhang Tab. 60, eine Abbildung der Populationspositionen im Versuchsgebiet siehe im Anhang Abb. 100.

Die PA-Konzentrationen schwanken innerhalb einiger Populationen z. T. sehr stark (z. B. Populationen 143 und 140), bei anderen Populationen unterscheiden sich die Blütenköpfchen in ihrer PA-Konzentration hingegen kaum (z.B. Populationen 24 und 52). Auch zwischen den Populationen gibt es sehr deutliche Unterschiede. Die statistische Analyse (Anova) ergibt jedoch, daß die Variabilität der PA-Konzentrationen innerhalb der einzelnen Populationen (angegeben durch die Standardabweichungen) derart groß ist, daß bei dem Vergleich der verschiedenen Populationen trotz der großen Mittelwertsunterschiede keine signifikanten Unterschiede zwischen den Populationen festgestellt werden können ($p=0,2513$). Aus den PA-Mustern (Abb. 51) kann man erkennen, daß sich die einzelnen Pflanzen innerhalb der Populationen auch bezüglich dieses Merkmales oft erheblich unterscheiden. Mit einer Clusteranalyse kann verdeutlicht werden, ob bestimmte Chemotypen häufiger als andere vorkommen oder ob bestimmte Populationen bezüglich der PA- Muster ähnlichere oder unterschiedlichere Pflanzen enthalten.

Dabei werden die Pflanzen anhand ihres Alkaloidmusters nach Ähnlichkeit sortiert. Als Werte werden die relativen PA- Gehalte (in %) der PAs verwendet. Es kann vorkommen, daß sich die Pflanzen, die einer Gruppe zugeordnet werden, in den Hauptalkaloiden ähneln, sich aber in den geringer vorkommenden PAs unterscheiden (so sind z.B. die Pflanzen 9a und 20a, die beide Erucifolin enthalten, Gruppen zugeordnet worden, die kein oder nur in Spuren Erucifolin besitzen). Das Ergebnis der Clusteranalyse der PA-Muster ist in Abb. 52 dargestellt.

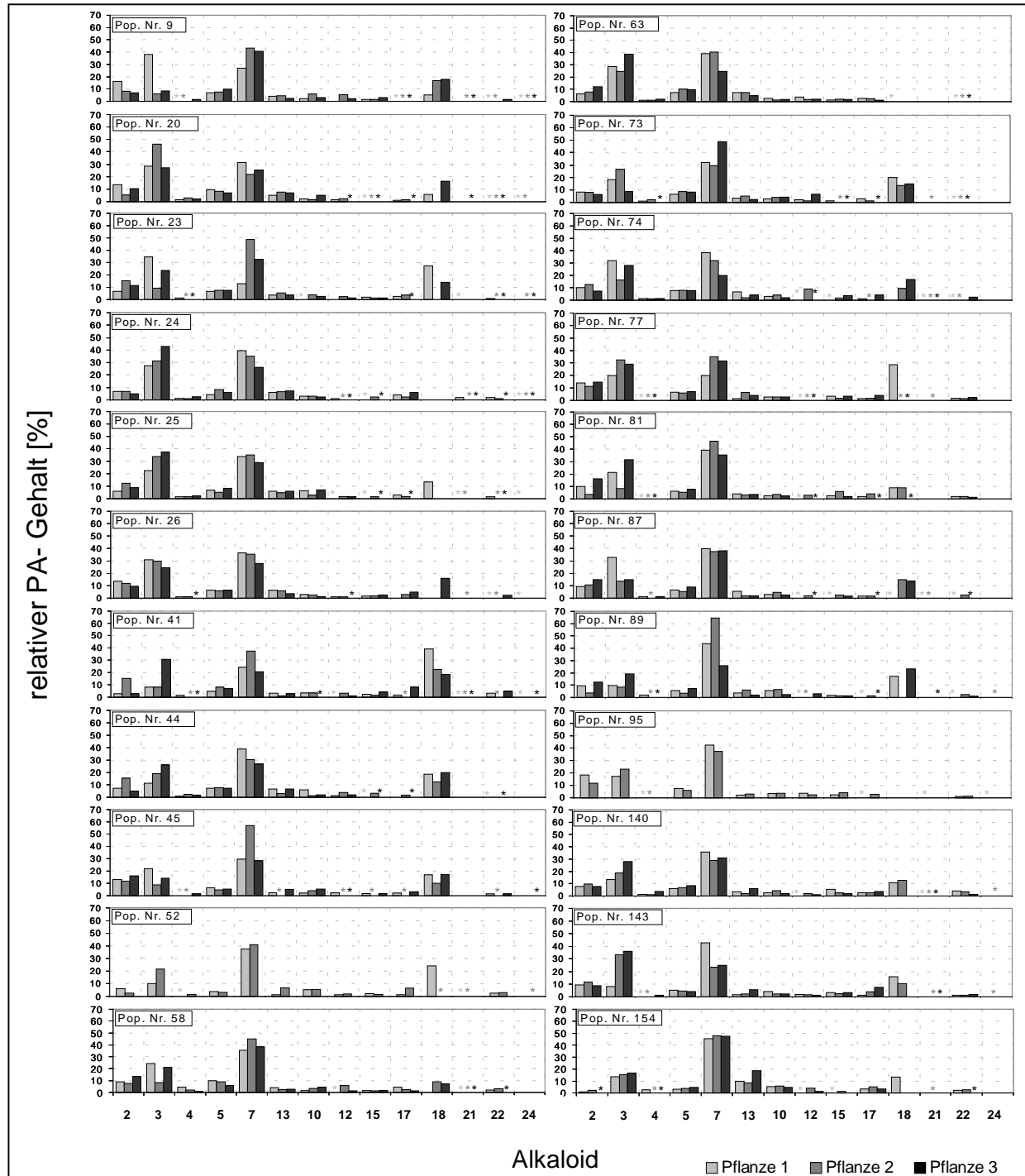


Abb. 51: PA- Muster der Blütenköpfchen verschiedener Populationen von *S. jacobaea*.

Angaben zum Versuchsgebiet und dem Pflanzenmaterial siehe Abb. 50. Die Clusteranalyse (Abb. 52) ergibt, daß die homogensten Populationen die Pop. 24, 44, 63 und 73 sind und am heterogensten die Pop. 23, 41, 74 und 143 sind. Ergebnisse der einzelnen Pflanzen siehe auch Tab. 63 im Anhang. Pop. Nr. = Population Nummer, * = Vorkommen in Spuren (<1% relativer PA- Gehalt).

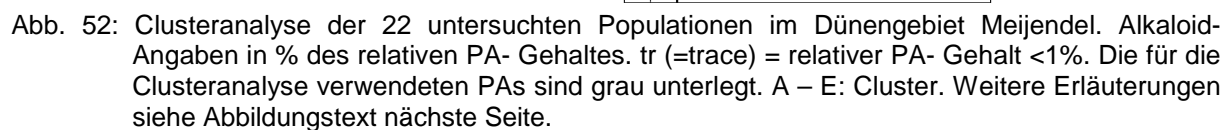


Abb. 52 (Fortsetzung von vorheriger Seite): Clusteranalyse der 22 Populationen im Dünengebiet Meijndel. Es wurde die hierarchische euklidische Clustermethode (Einstellung: Durchschnitt zwischen Gruppen) des Statistikprogrammes Unistat Version 4.53 verwendet. Angegeben sind die Pflanzenbezeichnungen (Pflanzen-Nr.: Zahl= Population, Buchstabe= Individuum), die Herkunftsgebiete der Pflanzen (Gebiet Nr.) und die relativen PA- Gehalte der einzelnen PAs in %. Die Lage der Gebiete I-V und der einzelnen Populationen innerhalb dieser Gebiete ist im Anhang in Abb. 100 als Karte angegeben.

Die am häufigsten vorkommenden PA- Muster befinden sich in den Clustern A und C. Die einzelnen Populationen unterscheiden sich in der Verschiedenartigkeit der PA-Muster ihrer Pflanzen. Einige Pflanzen von verschiedenen Populationen sind in ihren PA- Mustern sehr ähnlich (z.B. Pflanze 77b und 26b).

Am Einheitlichsten sind der Clusteranalyse zufolge die Populationen 24, 44, 63 und 73: jeweils alle 3 Pflanzen der betreffenden Populationen wurden einem Cluster zugeordnet (Pop. 24: Cluster A, Pop. 44: Cluster C, Pop. 63: Cluster A, Pop. 73: Cluster C). Am heterogensten sind die Populationen 23, 41, 74 und 143: hier sind jeweils alle 3 Pflanzen der jeweiligen Populationen verschiedenen Clustern zugeordnet worden (Pop. 23: Cluster B, C, D/ Pop. 41: Cluster B, C, E/ Pop. 74: Cluster A, B, C/ Pop. 143: Cluster A, B, C).

Auch zwischen den Untersuchungsgebieten (I-V) kann man Unterschiede in der Heterogenität feststellen. So sind die Pflanzen des Gebietes II im Bezug auf den Erucifolin-Chemotyp am Einheitlichsten. Es ist das einzige Gebiet, in dem alle untersuchten Pflanzen einer Population Erucifolin besitzen (Pop. 41, 44 und 45). Alle anderen Gebiete dagegen sind im Bezug auf das Vorhandensein von erucifolinhaltigen Pflanzen heterogener.

Zusammenfassung des Kapitels 3.5:

Es gibt erhebliche Unterschiede zwischen den Pflanzen der einzelnen Populationen in Bezug auf die PA- Konzentrationen und den PA- Mustern. Die Unterschiedlichkeit der Pflanzen in der PA- Konzentration ist dabei zwischen den Pflanzen verschiedener Populationen nicht größer als zwischen den Pflanzen der einzelnen Populationen. Die einzelnen Standort-Gebiete (I-V) unterscheiden sich in der Heterogenität (der Unterschiedlichkeit der einzelnen Pflanzen in Bezug auf die PA-Muster) der Populationen. Der Probenumfang ist mit 3 Pflanzen (bzw. in zwei Fällen 2 Pflanzen) pro Population allerdings sehr gering, ein größerer Probenumfang war aber aufgrund der großen Probenanzahl arbeitstechnisch nicht möglich. Doch auch mit dieser geringen Probenzahl läßt sich die chemotypische Heterogenität der Populationen zeigen, daß die chemotypische Heterogenität der Populationen z.T. beträchtlich ist.

3.6 Vorversuche zur intraklonalen Variabilität

Die Ergebnisse des vorherigen Kapitels weisen auf eine große Variabilität in den PA-Konzentrationen und PA- Mustern zwischen Pflanzen innerhalb einzelner Populationen hin. In weiteren Versuchen sollen die Faktoren der Variabilität näher untersucht werden. Mit dem in diesem Kapitel vorgestellten Vorversuch soll ein erster Eindruck gewonnen werden, wie stark die Nachkommen einer Pflanze und die verschiedenen Individuen eines Klonen hinsichtlich ihrer PA-Muster und der PA-Konzentration variieren.

Eine große PA- Variabilität der Nachkommen kann für Populationen ökologisch vorteilhaft sein, da die Wahrscheinlichkeit, daß dann einzelne Pflanzen mit ihren PA-Mustern und PA- Konzentrationen an die lokalen Herbivoren angepaßt sind, mit einer größeren PA- Variabilität zunimmt.

Um die Größe der Variabilität bei den Nachkommen zu untersuchen, wurde die PA-Variabilität eines Klonen und von F1-Pflanzen untersucht. Die Pflanzen des Klonen (Kap. 2.2.3) wurden aus einer der F1-Pflanzen hergestellt und an demselben Standort ausgepflanzt (Standort Nr. 2, siehe Kap. 2.3). Die Pflanzen der F1-Generation blühten ein Jahr früher (1998) als die Pflanzen des Klonen, deren Blütenköpfchen erst 1999 geerntet werden konnten. Aufgrund des unterschiedlichen Erntezeitpunktes, dem damit verbundenen unterschiedlichen Pflanzenalter und den unterschiedlichen Einflüssen auf die Pflanzenentwicklung sind direkte Vergleiche zwischen den Pflanzen der F1-Generation und dem Klon nur eingeschränkt möglich. Diese Versuche sollen daher als Vorversuche verstanden werden, für weitergehende Aussagen müßte dieser Versuch mit einer erheblich größeren Probenanzahl wiederholt werden.

3.6.1 PA-Variabilität in einer F1-Generation

Von einem einzelnen Blütenköpfchen wurden Achänen entfernt und ausgepflanzt (Verfahren der Pflanzenherstellung und Beschreibung zum Pflanzenmaterial siehe Kap. 2.2.3). Die daraus gekeimten Pflanzen sind alle Nachkommen einer Mutterpflanze, daher werden sie hier als F1-Generation bezeichnet. Über die väterliche Komponente bei den einzelnen Pflanzen läßt sich nichts sagen, da die Blüten nicht experimentell bestäubt wurde. Es könnten die selben oder unterschiedliche Väter sein, je nachdem, mit welchen Pollen die einzelnen Blüten der Blütenköpfchen bestäubt wurden.

Die Gesamt-PA-Konzentrationen sind zwischen den Blütenköpfchen der F1-Pflanzen sehr unterschiedlich (Abb. 53). Die relative Standardabweichung cv liegt bei 22%. Die PA-Konzentration der Blütenköpfchen mit der höchsten PA- Konzentration liegen um das 2,2-fache höher als die Blütenköpfchen mit der geringsten PA-Konzentration.

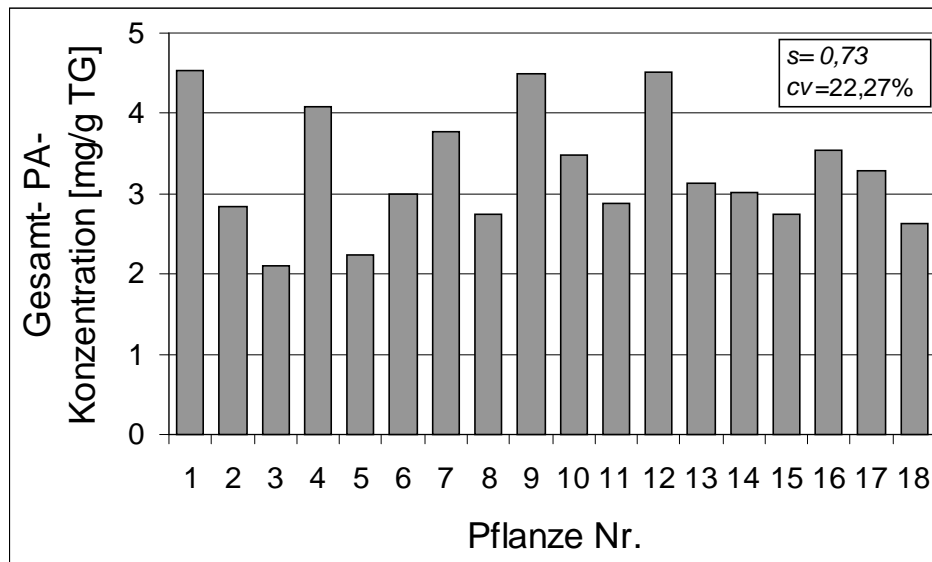


Abb. 53: PA-Gesamt-Konzentration der Blütenköpfchen von 18 Pflanzen einer F1-Generation.

Angegeben sind die Mittelwerte und die Standardabweichungen von 18 verschiedenen Pflanzen einer F1- Generation am Standort 2 (zum Pflanzenmaterial siehe Kap. 2.2.3, zum Versuchsstandort siehe Kap. 2.3). Untersucht wurden Blütenköpfchen des Entwicklungsstadiums 5 (siehe Kap. 3.3.2). Die Ernte aller Blütenköpfchen fand zum selben Zeitpunkt am 20.07.1999 statt. Ergebnisse siehe auch Tab. 61 im Anhang. s = Standardabweichung, $cv[\%]$ = relative Standardabweichung.

Die Unterschiede in den relativen PA- Gehalten der Blütenköpfchen der F1- Pflanzen (Abb. 54) sind für Seneciphyllin (PA 3) Jacobin (PA 7) am größten (siehe Standardabweichungen).

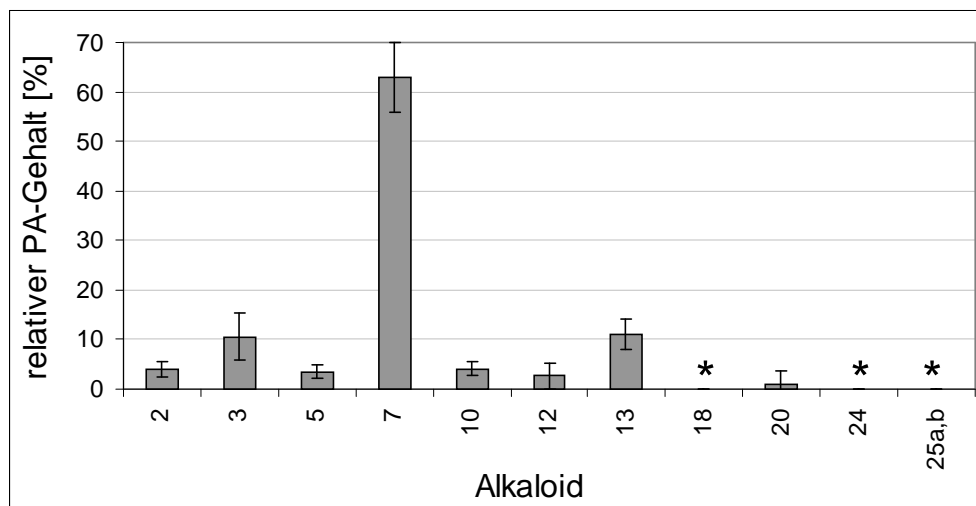


Abb. 54: Relativer PA- Gehalt der Blütenköpfchen von 18 Pflanzen einer F1-Generation.

Angegeben sind die Mittelwerte und die Standardabweichungen von 18 verschiedenen Pflanzen einer F1- Generation am Standort 2 (zum Pflanzenmaterial siehe Kap. 2.2.3, zum Versuchsstandort siehe Kap. 2.3). Untersucht wurden Blütenköpfchen des Entwicklungsstadiums 5 (siehe Kap. 3.3.2). Die Ernte aller Blütenköpfchen fand zum selben Zeitpunkt am 20.07.1999 statt. Ergebnisse siehe auch Tab. 61 im Anhang. * = relativer PA- Gehalt < 1%.

Deutlicher lässt sich die Variabilität der PA-Muster in Form der Box-Whisker-Darstellung darstellen (Abb. 55).

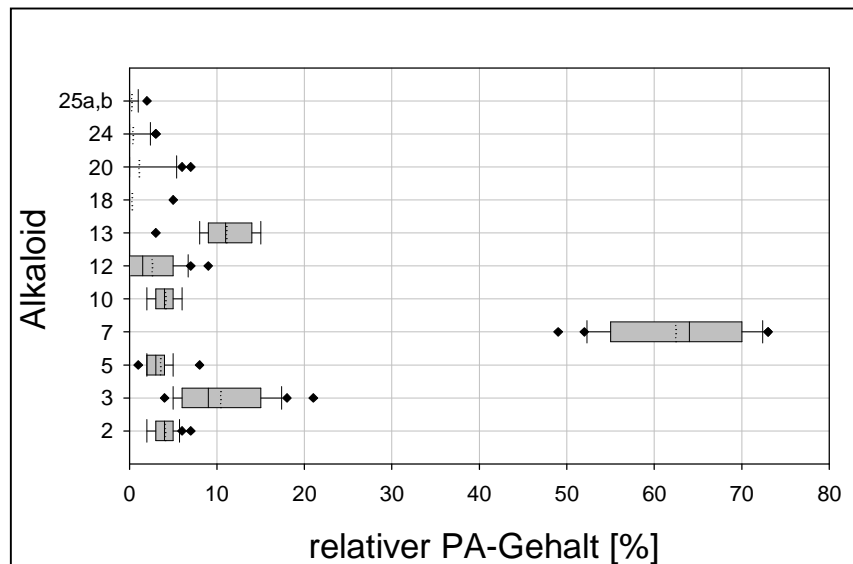


Abb. 55: Box-Whisker-Darstellung der Variabilität in dem relativen PA- Gehalt von 18 Pflanzen einer F1-Generation.

Beschreibung siehe Abb. 54, Hinweise zur Box-Whisker-Darstellung siehe Kap. 2.6.3.

Der Gehalt an Jacobin (PA 7) schwankt mit Werten zwischen zwischen 49% und 73% am stärksten. Erucifolin (PA 18) konnte nur bei einer von den 18 Pflanzen in einem relativen PA- Gehalt von >1% gemessen werden.

3.6.2 Intraklonale PA-Variabilität

Eine der in Kap. 3.6.1 untersuchten F1- Pflanzen wurde durch Sproßvermehrung vegetativ vermehrt. Insgesamt wurden 22 genetisch identische Pflanzen angepflanzt (Klon F1A, siehe Kap. 2.2.3). Nur 7 Pflanzen waren letztendlich vergleichbar, da nur diese zum gleichen Zeitpunkt die Blütenköpfchen des Entwicklungsstadiums 5 trugen. Die relative Standardabweichung der Gesamt-PA-Konzentration (Abb. 56) liegt bei 6,25 und beträgt damit nur ein Viertel der relativen Standardabweichung, den die F1- Generation bezüglich der PA- Konzentration hatte.

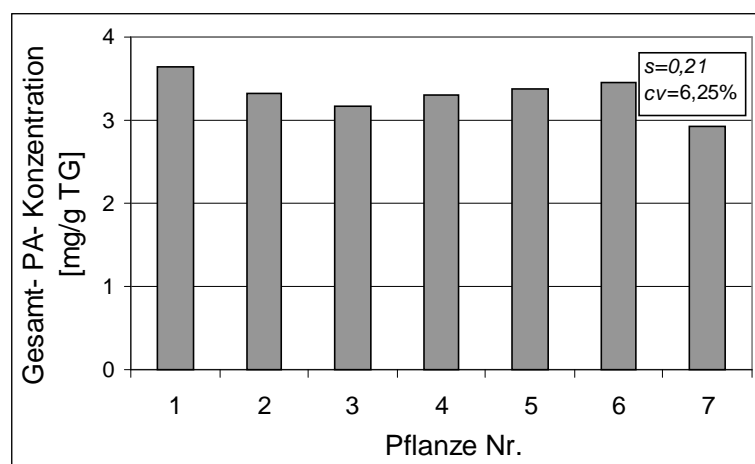


Abb. 56 Gesamt-PA Konzentration der Blütenköpfchen von den 7 Pflanzen des Klones F1A.

Angegeben sind die Mittelwerte und Standardabweichungen von 7 Pflanzen des Klones F1A am Standort 2 (zum Pflanzenmaterial siehe Kap. 2.2.3, zum Versuchsstandort siehe Kap. 2.3). Untersucht wurden Blütenköpfchen des Entwicklungsstadiums 5 (siehe Kap.3.3.2). Die Ernte aller Blütenköpfchen fand zum selben Zeitpunkt am am 30.07.98 statt. Ergebnisse siehe auch Tab. 62 im Anhang. s = Standardabweichung, $cv[\%]$ = relative Standardabweichung.

Auch zwischen den Pflanzen des Klonen treten die größten Schwankungen im PA-Muster (Abb. 57 und Abb. 58) bei Jacobin (PA 7) auf. Im allgemeinen sind die PA-Muster der Pflanzen des Klonen weniger unterschiedlich als die PA-Muster der F1-Pflanzen. Die untersuchten Pflanzen des Klonen haben Jacobin-Gehalte zwischen 52% und 67%. Im Gegensatz zu den F1-Pflanzen war bei allen Pflanzen des Klonen Erucifolin (PA 18) nachweisbar.

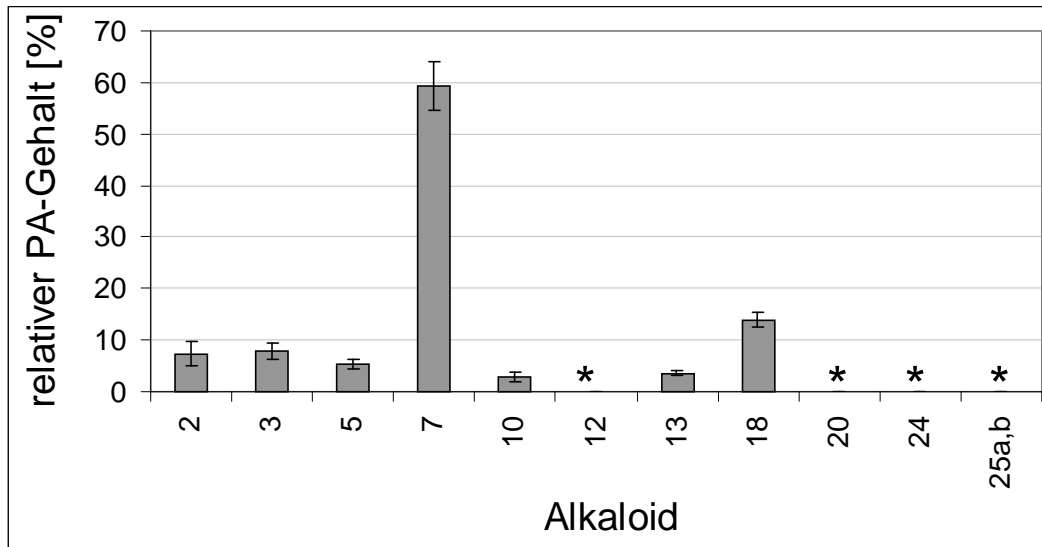


Abb. 57: Relativer PA-Gehalt der Blütenköpfchen von 7 Pflanzen des Klonen F1A.

Angegeben sind die Mittelwerte und die Standardabweichungen der 7 Pflanzen des Klonen F1A am Standort 2 (zum Pflanzenmaterial siehe Kap. 2.2.3, zum Versuchsstandort siehe Kap. 2.3). Untersucht wurden Blütenköpfchen des Entwicklungsstadiums 5 (siehe Kap. 3.3.2). Die Ernte aller Blütenköpfchen fand zum selben Zeitpunkt am 30.07.98 statt. Ergebnisse siehe auch Tab. 62 im Anhang. *= relativer PA-Gehalt < 1%.

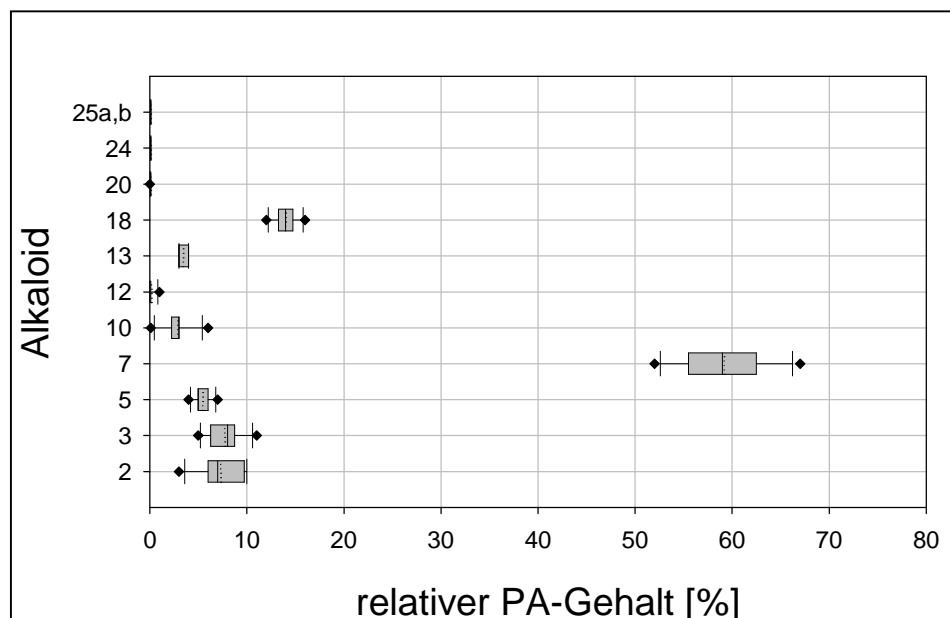


Abb. 58: Box-Whisker-Darstellung der intraklonalen Variabilität in dem relativen PA-Gehalt zwischen den 7 Pflanzen des Klonen F1A.

Beschreibung siehe Abb. 57. Hinweise zur Box-Whisker-Darstellung im Kap. 2.6.3.

Zusammenfassung des Kapitels 3.6:

Die Ergebnisse liefern eine erste Vorstellung davon, wie groß die PA- Variabilität von Nachkommen einer einzelnen Pflanze sein kann. Zudem wurden Ergebnisse zur intraklonalen PA-Variabilität gewonnen.

Die Variabilität der PA-Konzentration ist bei der F1-Generation fast 4- fach höher als im Klon. Auch bei den PA- Mustern waren die Pflanzen der F1- Generation unterschiedlicher als die Pflanzen des Klones, wobei sich auch die Pflanzen des untersuchten Klones im Muster noch deutlich unterschieden. Die größere Variabilität der F1- Pflanzen gegenüber den klonierten Pflanzen hat ihre Ursache in der genetischen Heterogenität der einzelnen F1- Pflanzen. Es muß aber für den Vergleich noch einmal einschränkend erwähnt werden, daß die Pflanzen der F1-Generation und die Pflanzen des Klones nicht im gleichen Jahr geerntet werden konnten, die Bedingungen also nicht absolut vergleichbar waren. Um genauere Aussagen zur Variabilität der PAs und den der Variabilität zugrunde liegenden Faktoren zu erhalten, wurde ein umfangreicher, auf 2 Jahre angelegter Feldversuch durchgeführt, der unterschiedliche Klone, Standorte und Entwicklungsstadien betrachtet. Die Ergebnisse sind ausführlich im Kap. 3.7 beschrieben.

3.7 Variabilität bei *S. jacobaea* L. im Freilandversuch

In einem größeren Feldversuch wurden an natürlichen Standorten die genetischen Einflüsse sowie der Einfluß des Standortes auf die PA-Konzentrationen und die PA-Muster näher untersucht. Es sollte zum einen die Variabilität *innerhalb* von Klonen (intraklonale Variabilität) untersucht werden. Dabei sollte die Frage beantwortet werden, ob und wie stark innerhalb von Klonen Variabilitäten in der Biomasse, PA-Konzentration und der PA- Muster auftreten. Zum anderen sollten die Unterschiede *zwischen* verschiedenen Klonen (interklonale Variabilität) untersucht werden. Der Vergleich der Variabilitäten verschiedener Klone bietet die Möglichkeit, grundlegende und allgemeine Faktoren erkennen zu können, aber auch klonspezifische und somit genetisch bedingte Unterschiede zu erkennen. Ferner wurde die Verteilung der PAs auf die einzelnen Organe der Pflanzen und die biogenetischen Zusammenhänge der PA- Bildung untersucht.

Es wurden zwei natürliche Standorte (siehe Kap. 2.3) gewählt, die sich in ihren Bedingungen deutlich voneinander unterschieden (zur Anzucht der Versuchspflanzen siehe Kap. 2.2.4 und 2.2.5, zur Anlage der Versuchsfelder siehe Kap. 2.3). Der Standort TS ist trocken und sonnig, der Standort FS feucht und schattig. Das Pflanzenmaterial wurde im 1. Jahr nach der Auspflanzung (im Rosettenstadium der Pflanzen) und im 2. Jahr (im Rosettenstadium und im blühenden Zustand) geerntet. Unerwarteterweise blühten am Standort FS im 2. Jahr nur 2 Pflanzen, die übrigen Pflanzen blieben im Rosettenstadium. Auf dem Standort TS hingegen blühten im 2. Jahr fast alle Pflanzen, dafür gab es hier kaum Rosettenpflanzen. Der Vergleich der blühenden Pflanzen im 2. Jahr zwischen den Standorten TS und FS ist daher nicht möglich, ebenso wenig der Vergleich der Rosettenpflanzen zwischen den beiden Standorten im 2. Jahr.

3.7.1 Variabilität von *S. jacobaea*-Rosettenpflanzen und blühenden Pflanzen

Die Variabilität der Rosettenpflanzen wird anhand der Pflanzen des Standortes FS dargestellt, die Variabilität der blühenden Pflanzen anhand der Pflanzen des Standortes TS. Die blühenden Pflanzen des Standortes TS wurden am 07.07.2000, die Rosettenpflanzen des Standortes FS am 08.07.2000 im 2. Jahr nach der Auspflanzung geerntet.

3.7.1.1 Ausfallraten der Versuchspflanzen im Versuchszeitraum

Während des Versuchszeitraumes gab es einen nicht geringen Verlust an Pflanzen auf den Versuchsfeldern. Ursachen waren hauptsächlich das Ausgraben der Pflanzen durch Kaninchen, die vor allem am Standort TS aktiv waren. Der größte Fraßschädling, die Larven von *Tyria jacobaeae*, wurde während des Vorkommens dieses Schädlings (Mai-Juli) ständig per Hand vom Versuchsfeld und der näheren Umgebung abgesammelt, so daß von dieser Seite aus keine Schädigungen zu erwarten waren. Beide Versuchsfelder wurden ständig auf genügende Feuchtigkeit kontrolliert, bei drohender Vertrocknung der Pflanzen wurden die Pflanzen mit Wasser gegossen. Einige Pflanzen gingen aus nicht weiter untersuchten Gründen ein. Der Anteil der im Versuchszeitraum eingegangenen Pflanzen der verschiedenen Klone an den beiden Standorten ist in Tab. 19 angegeben.

Klon	Ausfallrate in %	
	trockenes, sonniges Feld (TS)	feuchtes, schattiges Feld (FS)
3	30,0	13,3
10	56,7	10,0
16	73,3	40,0
19	40,0	6,7

Tab. 19: Ausfallraten der verschiedenen Klone an beiden Standorten.

Die angegebene Ausfallrate ist der Anteil der nicht überlebenden Pflanzen vom Zeitpunkt der Anpflanzung (TS am 06.04.1999, FS am 07.04.1999) bis zum 07.07.2000.

Die Ausfallrate auf dem trockenen, sonnigen Feld ist für alle Klone erheblich höher als auf dem feuchten, schattigen Feld. Die Unterschiede zwischen den Standorten sind bei den einzelnen Klonen sehr verschieden. Im Vergleich zum feuchten Feld ist die Ausfallrate für das trockene Feld bei Klon 3 um ein 2,3-faches, bei Klon 10 um ein 5,7-faches, bei Klon 16 um ein 1,8-faches und bei Klon 19 um ein 6,0-faches erhöht.

3.7.1.2 Ontogenetische Unterschiede

Zur Blüte kamen, wie einleitend angemerkt, hauptsächlich die Pflanzen am Standort TS, wobei auch dort einige Pflanzen bis zum Versuchsende im Rosettenstadium verblieben. Die Klone unterschieden sich in dem Anteil der Pflanzen, die zur Blüte kamen. In Tab. 20 sind diese Anteile aufgelistet.

Klon	Anteil der Pflanzen, die im 2. Jahr am Standort TS zur Blüte kamen
3	93,8%
10	88,9%
16	66,7%
19	69,2%

Tab. 20: Anteil der am trockenen, sonnigen Standort blühenden Pflanzen.

Die Werte beziehen sich auf die Anzahl der überlebenden Pflanzen zum Versuchsende am 07. 07. 2000. Die restlichen Pflanzen befanden sich noch im Rosettenstadium.

Der Anteil an blühenden Pflanzen war für Klon 3 mit 93,8% am höchsten und für Klon 16 mit 66,7% am niedrigsten.

3.7.1.3 Morphologie

Rosettenpflanzen:

Die Klone unterscheiden sich in ihren Rosettendurchmessern und der Blattzahl pro Pflanze (Abb. 59). Auch die intraklonale Variabilität dieser Merkmale, angegeben durch die relative Standardabweichung cv , ist unterschiedlich. So schwankt z.B. der Rosettendurchmesser am stärksten bei Klon 16 ($cv = 38\%$), die Blattzahl am stärksten bei Klon 10 ($cv = 44\%$).

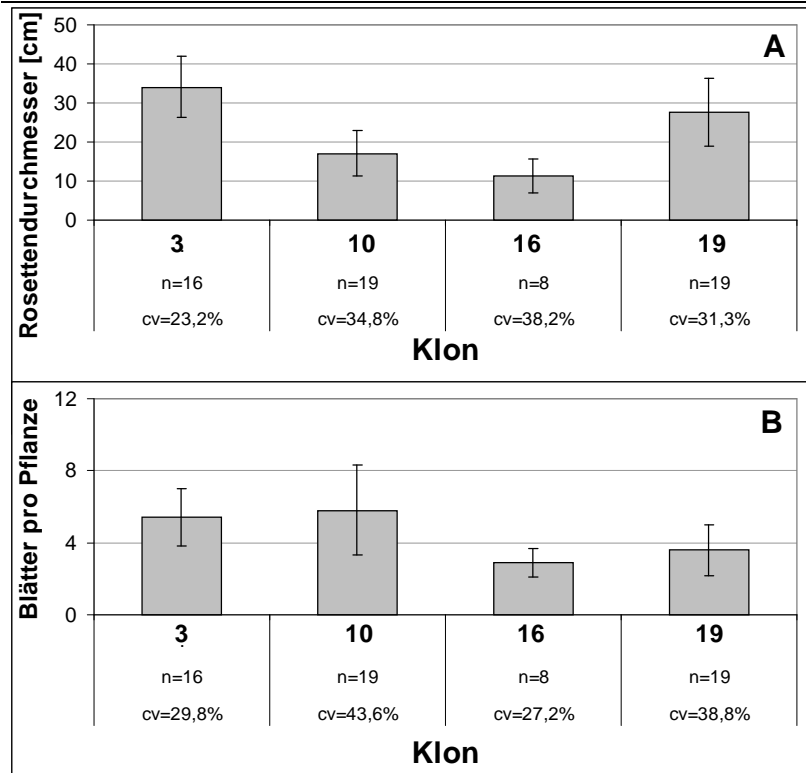


Abb. 59: Morphologische Variabilität der Rosettenpflanzen

Angegeben sind die Werte für den Standort FS am 08.07.2000 (im 2. Jahr nach der Auspflanzung). Die einzelnen Meßdaten sind in Tab. 64 im Anhang angegeben.

A: Rosettendurchmesser der Rosettenpflanzen.
 B: Anzahl der Blätter pro Pflanze. (Feuchter Standort 2000).
 n= Anzahl untersuchter Pflanzen, cv[%]= Variationskoeffizient

Ob sich die einzelnen Klone bezüglich des Rosettendurchmessers und der Blattzahl signifikant voneinander unterscheiden, kann aus Tab. 21 und Tab. 22 ersehen werden.

Klon	3	10	16	19
3		*** (p<0,0001)	*** (p<0,0001)	* (p=0,0392)
10	*** (p<0,0001)		* (p=0,0144)	*** (p=0,0001)
16	*** (p<0,0001)	* (p=0,0144)		*** (p<0,0001)
19	* (p=0,0392)	*** (p=0,0001)	*** (p<0,0001)	

Klon	3	10	16	19
3		n.s. (p=0,6318)	*** (p<0,0001)	*** (p=0,0015)
10	n.s. (p=0,6318)		*** (p=0,0002)	** (p=0,0030)
16	*** (p<0,0001)	*** (p=0,0002)		n.s. (p=0,1244)
19	*** (p=0,0015)	** (p=0,0030)	n.s. (p=0,1244)	

Tab. 21: Signifikanz in den Unterschieden der Rosettendurchmesser der Rosettenpflanzen.

Tab. 22: Signifikanz in den Unterschieden der Blattzahl der Rosettenpflanzen

Legende zu Tab. 21 und Tab. 22: Angaben zu den Signifikanzen siehe Kap. 2.6.7.

Alle Klone unterscheiden sich im Rosettendurchmesser signifikant voneinander. Bezüglich der Blattzahl unterscheiden sich alle Klone voneinander signifikant außer die Klone 10 und 3 sowie 16 und 19.

Blühende Pflanzen:

Bei den blühenden Pflanzen unterscheiden sich die Klone 3, 10 und 19 nur gering voneinander bezüglich der Sproßanzahl, der Sproßhöhe, der Blätter pro Pflanze und der Anzahl der Blütenköpfchen pro Pflanze, Klon 16 hat hingegen in allen Merkmalen deutlich niedrigere Werte (Abb. 60). Der statistische Vergleich der Klone im blühenden Zustand untereinander bezüglich dieser Merkmale zeigt, daß sich keiner der Klone 3, 10 und 19 in einem der Merkmale gegenüber einem anderen Klon signifikant unterscheidet (Tab. 23 bis Tab. 26). Klon 16 konnte aufgrund der geringen Probenzahl (n = 2) statistisch nicht ausgewertet werden.

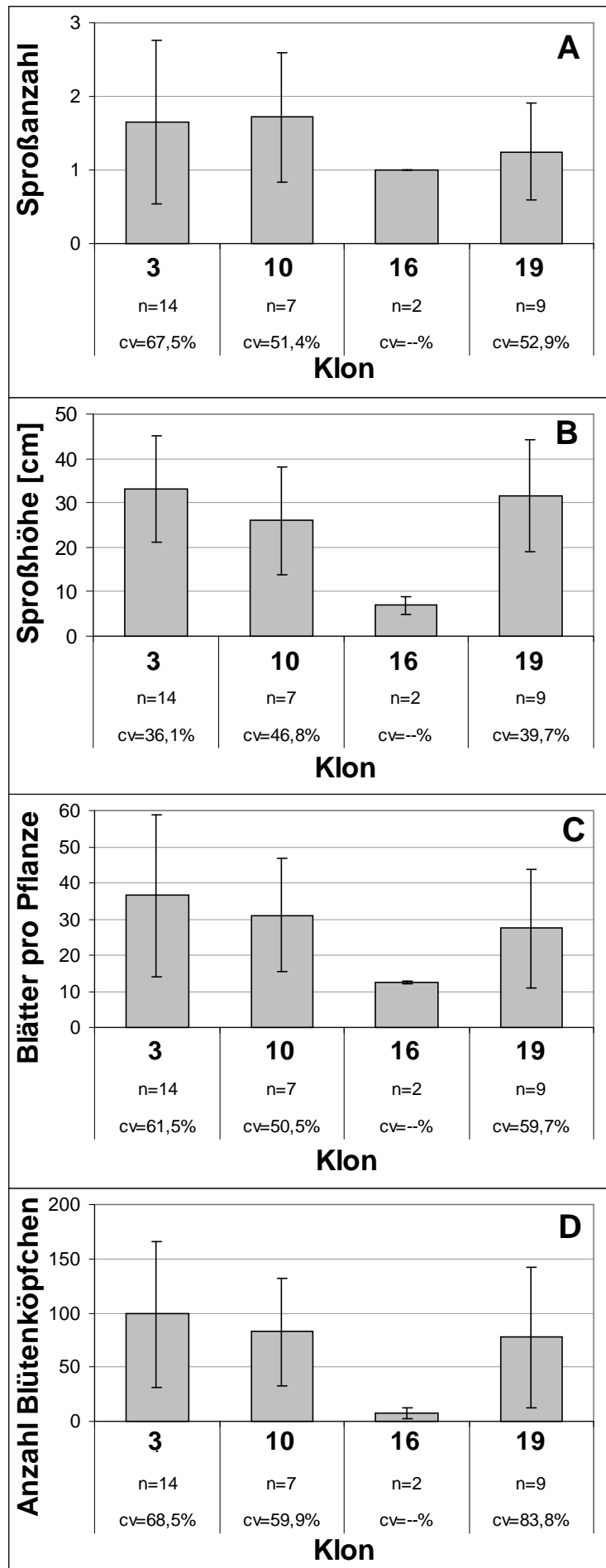


Abb. 60: Morphologische Variabilität der blühenden Pflanzen.

Angegeben sind die Werte für Pflanzen am Standort TS am 07.07.2000 (im 2. Jahr nach der Auspflanzung).

A: Sproßanzahl, B: Sproßhöhe in cm, C: Blätter pro Pflanze, D: Anzahl Blütenköpfchen pro Pflanze. Die Blütenköpfchen wurden ab dem Erreichen des 1. Entwicklungsstadiums (Definition der Entwicklungsstadien siehe Kap. 3.3.2) gezählt.

n= Anzahl untersuchter Pflanzen, cv[%]= relative Standardabweichung. Für Klon 16 wird aufgrund der geringen Probenzahl kein cv[%] angegeben. Ergebnisse siehe auch Tab. 65 im Anhang.

Klon	3	10	16	19
3		n.s. (p=0,8821)		n.s. (p=0,4333)
10	n.s. (p=0,8821)			n.s. (p=0,3945)
16				
19	n.s. (p=0,4333)	n.s. (p=0,3945)		

Tab. 23: Signifikanz der Unterschiede in der Sproßanzahl pro blühender Pflanze

Klon	3	10	16	19
3		n.s. (p=0,2615)		n.s. (p=0,7874)
10	n.s. (p=0,2615)			n.s. (p=0,4190)
16				
19	n.s. (p=0,7874)	n.s. (p=0,4190)		

Tab. 24: Signifikanz der Unterschiede in der Sproßhöhe der blühenden Pflanzen

Klon	3	10	16	19
3		n.s. (p=0,5509)		n.s. (p=0,3028)
10	n.s. (p=0,5509)			n.s. (p=0,6868)
16				
19	n.s. (p=0,3028)	n.s. (p=0,6868)		

Tab. 25: Signifikanz der Unterschiede in der Blattzahl der blühenden Pflanzen

Klon	3	10	16	19
3		n.s. (p=0,5609)		n.s. (p=0,4865)
10	n.s. (p=0,5609)			n.s. (p=0,8786)
16				
19	n.s. (p=0,4865)	n.s. (p=0,8786)		

Tab. 26: Signifikanz der Unterschiede in der Anzahl der Blütenköpfchen pro blühender Pflanze

Legende zu Tab. 23 bis Tab. 26: Klon 16 wurde aufgrund der zu geringen Probenzahl (n= 2) aus den statistischen Berechnungen herausgenommen. Angaben zu den Signifikanzen siehe Kap. 2.6.7.

Die intraklonale Variabilität, angegeben durch die relative Standardabweichung cv, ist für die einzelnen morphologischen Merkmale durchaus unterschiedlich. So ist der Klon 3 der Klon mit der größten intraklonalen Variabilität in Bezug auf die Sproßanzahl und Blattzahl pro Pflanze (cv = 67,5% bzw. 61,5%), in Bezug auf die Sproßhöhe ist hingegen der Klon 3 der Klon mit der geringsten intraklonalen Variabilität (cv = 36,1%).

3.7.1.4 Biomasse

Für die gesamten Pflanzen und die einzelnen Organe wurden die Trockengewichte bestimmt (Rosettenpflanzen siehe Abb. 61 und blühende Pflanzen siehe Abb. 62).

Rosettenpflanzen:

Bei den Rosettenpflanzen ist bei allen Klonen jeweils die Biomasse der Wurzeln und der Blätter im Mittel etwa gleich hoch. Bei Klon 19 ist die intraklonale Variabilität der Biomasse für die gesamte Pflanze und die einzelnen Organe am niedrigsten, alle anderen Klone sind variabler. Bezüglich der gesamten Pflanzen hat der Klon 10 die höchste intraklonale Variabilität. Die Biomasse der Blätter schwankt bei allen Klonen stärker als die Biomasse der Wurzeln.

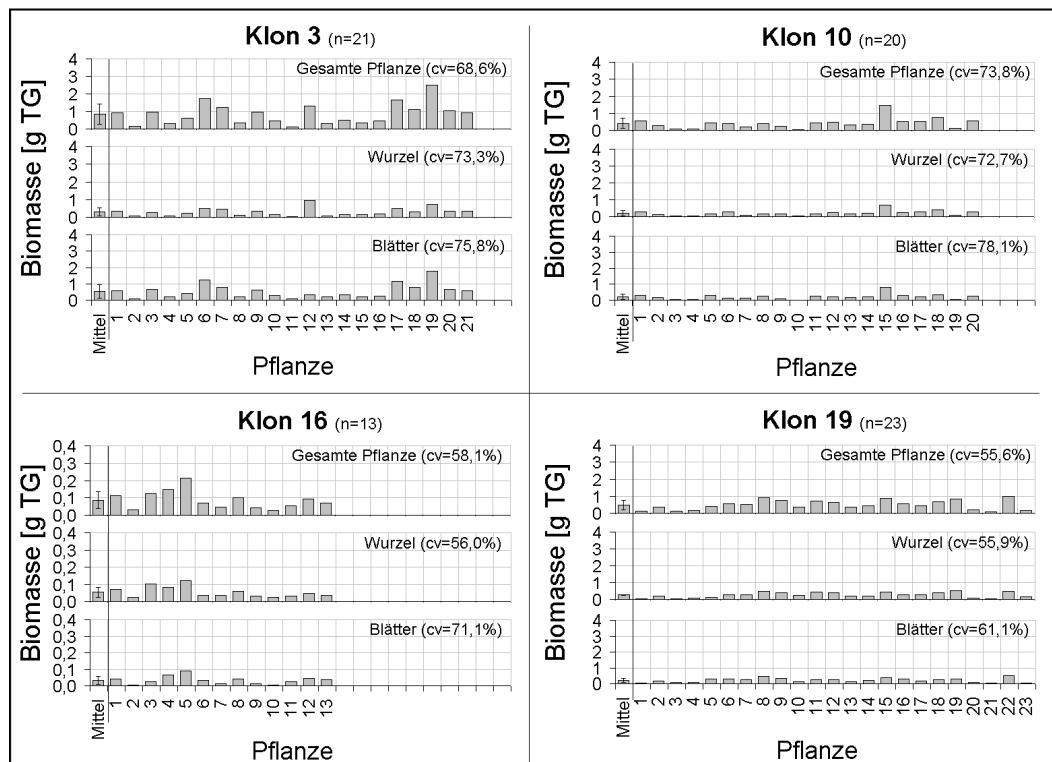


Abb. 61: Variabilität in der Biomasse der Rosettenpflanzen.

Die Pflanzen befanden sich am Standort FS und wurden am 08.07.2000, im 2. Jahr nach der Auspflanzung, geerntet. Zu beachten ist die abweichende Skalierung der Y-Achse bei Klon 16. Angegeben sind die Werte der einzelnen Pflanzen, die Mittelwerte und die Standardabweichungen. Ergebnisse siehe auch im Anhang in Tab. 66.

n= Anzahl untersuchter Pflanzen, cv[%]= relative Standardabweichung

Die Klone unterscheiden sich in ihrer Biomasse (der gesamten Pflanzen) sehr stark signifikant, die Anova aller Klone ergibt $p < 0,0001$. Die Signifikanzen der Unterschiede der einzelnen Klone zueinander sind in Tab. 27 angegeben. Außer bei den Klonen 10 und 19 unterscheiden sich die Rosettenpflanzen aller anderen Klone in der Biomasse signifikant voneinander.

Klon	3	10	16	19
3		** (p=0,0026)	*** (p<0,0001)	* (p=0,0025)
10	** (p=0,0026)		*** (p=0,0002)	n.s. (p=0,9103)
16	*** (p<0,0001)	*** (p=0,0002)		*** (p<0,0001)
19	* (p=0,0025)	n.s. (p=0,9103)	*** (p<0,0001)	

Tab. 27: Signifikanz der Unterschiede in der Biomasse (Rosettenpflanzen, gesamte Pflanzen) der einzelnen Klone.

Blühende Pflanzen:

Die blühenden Pflanzen des Klones 16 haben eine erheblich geringere Biomasse (etwa 1/10) als die Pflanzen der anderen Klone (Abb. 62). Da aber nur 2 blühende Pflanzen des Klones 16 vorhanden waren und somit statistische Aussagen nicht möglich sind, werden sie bei der folgenden Bewertung nicht mit einbezogen. Die Biomasse des oberirdischen Pflanzenteils schwankt bei den Klonen 3, 10 und 19 stärker als die Biomasse der Wurzeln. Die Sproßachse ist bei diesen Klonen das in der Biomasse variabelste Organ. Die am geringsten in der Biomasse variablen Pflanzenteile sind für die einzelnen Klone unterschiedlich: bei Klon 3 ist es die Wurzel, bei Klon 10 und Klon 19 sind es die Blätter.

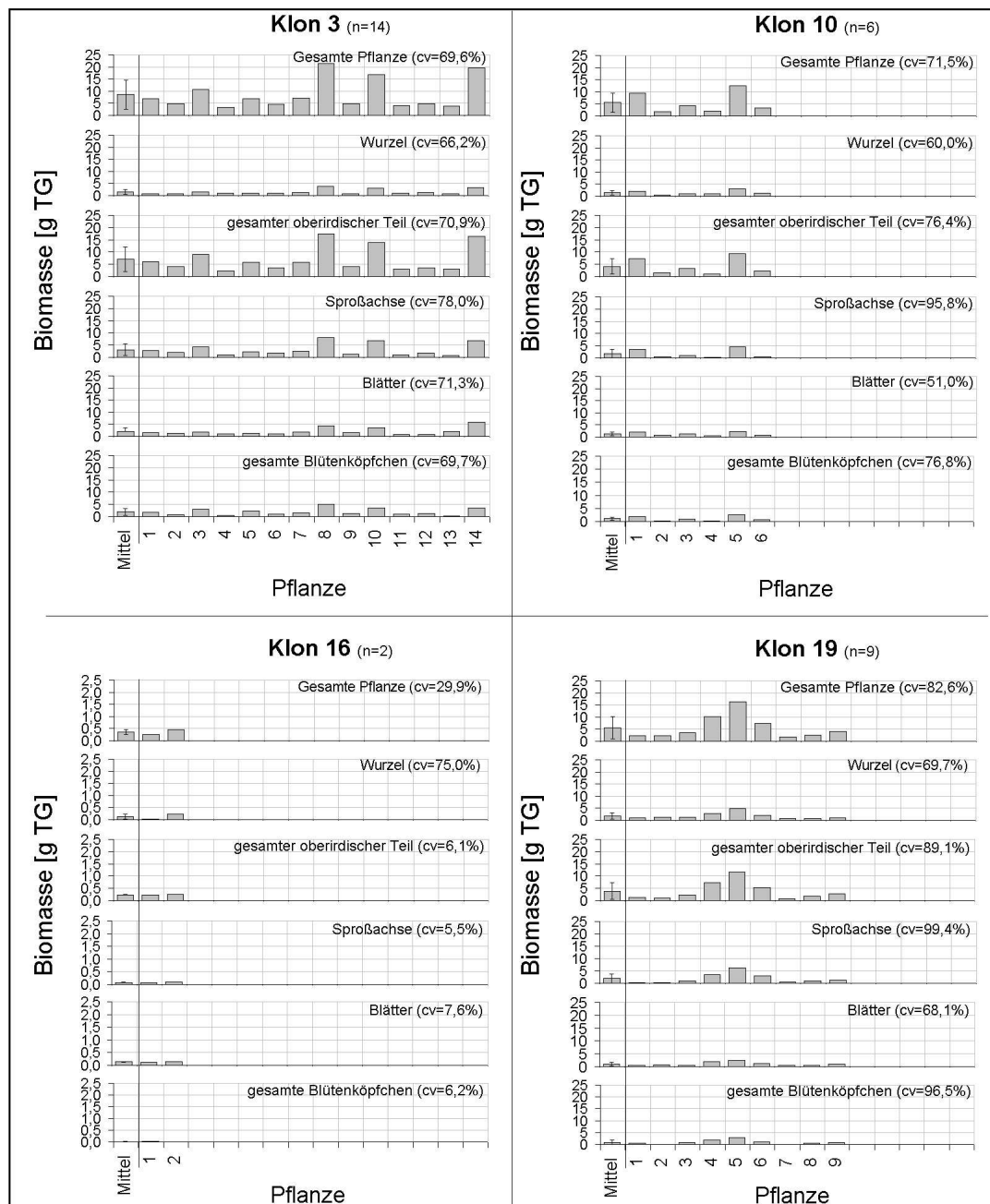


Abb. 62: Variabilität in der Biomasse von blühenden Pflanzen.

Die Pflanzen befanden sich am Standort TS und wurden am 07.07.2000 geerntet (im 2. Jahr nach der Anpflanzung). Zu beachten ist die abweichende Skalierung der Y-Achse bei Klon 16. Angegeben sind die Werte der einzelnen Pflanzen, die Mittelwerte und die Standardabweichungen. Ergebnisse siehe auch im Anhang in Tab. 67. Gesamter oberirdischer Teil= Sproßachse, Blätter und gesamte Blütenköpfchen zusammen. n= Anzahl untersuchter Pflanzen. cv[%]= relative Standardabweichung.

In Tab. 28 sind die statistischen Unterschiede in der Biomasse der Klone angegeben. Die Klone unterscheiden sich im blühenden Entwicklungszustand nicht signifikant voneinander in der Biomasse. Blühend sind sich die verschiedenen Klone damit bezüglich der Biomasse viel ähnlicher als im Rosettenstadium.

Klon	3	10	16	19
3		n.s. (p=0,2427)		n.s. (p=0,2157)
10	n.s. (p=0,2427)			n.s. (p=0,9975)
16				
19	n.s. (p=0,2157)	n.s. (p=0,9975)		

Tab. 28: Statistik der Unterschiede der Klone in der Biomasse bei den blühenden Pflanzen (gesamte Pflanzen).

Klon 16 wurde aufgrund der zu geringen Probenzahl (n= 2) aus den statistischen Berechnungen herausgenommen. Angaben zu den Signifikanzen siehe Kap. 2.6.7.

3.7.1.5 PA-Konzentration

Rosettenpflanzen:

Bei allen Klonen ist die PA- Konzentration in der Wurzel und in den Blättern im Mittel etwa gleichhoch (Abb. 63). Es gibt im Rosettenstadium eine große intraklonale Variabilität in der PA-Konzentration, sie ist am höchsten bei Klon 16 mit einer relativen Standardabweichung von 52,3%. Die intraklonale Variabilität in den PA-Konzentrationen der Wurzeln und der Blätter können dabei, je nach Klon, sehr unterschiedlich sein. Am geringsten ist die intraklonale Variabilität der PA-Konzentration der gesamten Pflanzen, der Wurzeln und der Blätter bei Klon 19. Bei Klon 16 ist die intraklonale Variabilität der PA-Konzentration der gesamten Pflanze und der Wurzel mehr als doppelt so hoch.

Welches der Organe Wurzel oder Blätter in der PA-Konzentration variabler ist, scheint ein klonales Merkmal zu sein, da sich die Klone darin unterscheiden. In der PA-Konzentration der gesamten Pflanze unterscheiden sich nur die Klone 19 und 10 sowie 19 und 16 signifikant voneinander (Tab. 29).

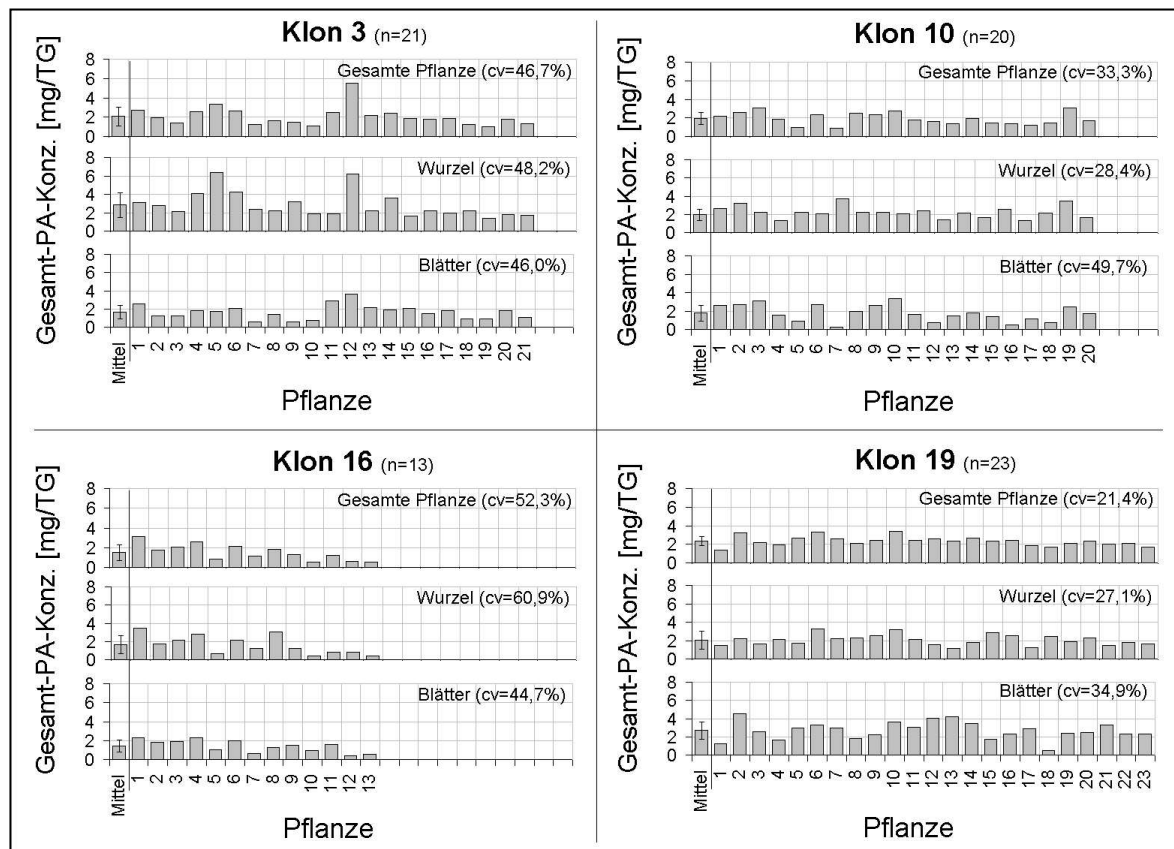


Abb. 63: Variabilität in der Gesamt-PA-Konzentration von Rosettenpflanzen.

Angegeben sind die Werte für die einzelnen Pflanzen, die Mittelwerte und die Standardabweichungen. Die Pflanzen befanden sich am Standort FS und wurden am 08.07.2000, im 2. Jahr nach der Anpflanzung, geerntet. Ergebnisse siehe auch im Anhang in Tab. 66. n= Anzahl untersuchter Pflanzen, cv[%]= relative Standardabweichung.

Klon	3	10	16	19
3		n.s. (p=0,5924)	n.s. (p=0,0779)	n.s. (p=0,3082)
10	n.s. (p=0,5924)		n.s. (p=0,1252)	* (p=0,0382)
16	n.s. (p=0,0779)	n.s. (p=0,1252)		** (p=0,0043)
19	n.s. (p=0,3082)	* (p=0,0382)	** (p=0,0043)	

Tab. 29: Statistische Unterschiede in der Gesamt-PA-Konzentrationen der einzelnen Klone bei den Rosettenpflanzen.

Für die Berechnung wurden die Werte der gesamten Pflanze verwendet.

Blühende Pflanzen:

Die PA-Konzentrationen der blühenden Pflanzen und deren einzelne Organe sind in Abb. 64 dargestellt.

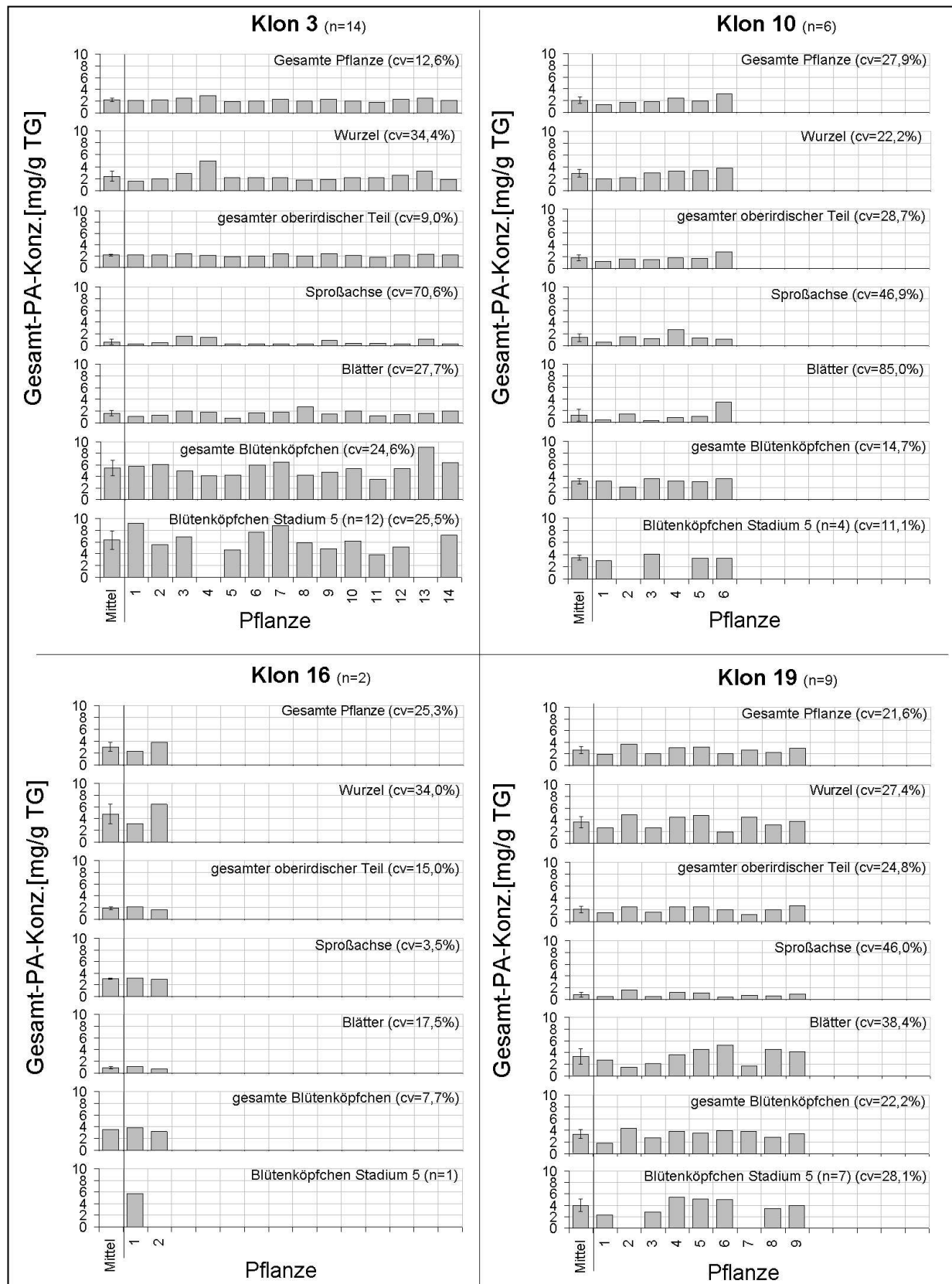


Abb. 64: Variabilität der Gesamt-PA-Konzentrationen der blühenden Pflanzen und der einzelnen Organe.

Angegeben sind die Werte für die einzelnen Pflanzen, die Mittelwerte und die Standardabweichungen. Die Pflanzen befanden sich am Standort TS und wurden am 07.07.2000 geerntet, im 2. Jahr nach der Anpflanzung. Nicht alle Pflanzen hatten Blütenköpfchen im Entwicklungsstadium 5. Ergebnisse siehe auch im Anhang in Tab. 67. Gesamter oberirdischer Teil= Sproßachse + Blätter + gesamte Blütenköpfchen. n= Anzahl untersuchter Pflanzen. cv[%] = relative Standardabweichung.

Die einzelnen Organe unterscheiden sich z.T. deutlich in den PA- Konzentrationen. Die höchste PA- Konzentration haben die Wurzeln und die Blütenköpfchen. Die Organe mit der geringsten Variabilität in der PA- Konzentration sind bei Klon 3, Klon 10 und Klon 19 die Blütenköpfchen, bei Klon 16 die Sproßachse. In der Gesamt-PA-Konzentration der gesamten Pflanze unterscheiden sich die Klone im blühenden Zustand voneinander nicht signifikant (Tab. 30).

Klon	3	10	16	19
3		n.s. (p=0,5963)		n.s. (p=0,0760)
10	n.s. (p=0,5963)			n.s. (p=0,1051)
16				
19	n.s. (p=0,0760)	n.s. (p=0,1051)		

Tab. 30: Statistik der Unterschiede der Klone in den PA-Konzentrationen der blühenden Pflanzen.

Für die Berechnung wurden die Werte der gesamten Pflanzen verwendet. Klon 16 wurde aufgrund der zu geringen Probenzahl (n= 2) aus den statistischen Berechnungen herausgenommen. Angaben zu den Signifikanzen siehe Kap. 2.6.7.

Die intraklonale Variation der PA-Konzentration (siehe cv) bei den gesamten blühenden Pflanzen ist in der Tendenz geringer als bei den Rosettenpflanzen: die gesamten blühenden Pflanzen sind in der PA- Konzentration genauso variabel (Klon 19) oder einheitlicher (Klon 3 und 10) als die gesamten Rosettenpflanzen.

3.7.1.6 PA-Muster

Die PA-Muster für die einzelnen Organe werden getrennt dargestellt, um die gewebespezifischen Unterschiede zwischen den einzelnen Organen verdeutlichen zu können.

Rosettenpflanzen:

Bei allen Klonen unterscheiden sich die Wurzeln und Blätter der Rosettenpflanzen in ihrem PA-Muster deutlich (Abb. 65). Erucifolin (PA 18) und Jacobin (PA 7) sind die in den Blättern vorherrschenden PAs. In den Wurzeln kommen Senecionin (PA 2) und Seneciphyllin (PA 3) in deutlich höheren Konzentrationen als in den Blättern vor.

Bei dem Vergleich der verschiedenen Klone miteinander fällt auf, daß sich die PA-Muster auf dem ersten Blick ähneln. Vor allem die Klone 3 und 16 sind sich im PA-Muster sehr ähnlich. Klon 10 ist mit diesen Klonen vergleichbar, nur hat er viel mehr Senecionin (PA 2). Klon 19 weicht etwas mehr ab, da er als einziger Klon einen nennenswerten Anteil an Otosenin (PA 24) hat, und zwar ausschließlich in der Wurzel.

Die intraklonale Variabilität bezüglich der PA-Muster läßt sich am besten wieder anhand der Box-Whiskers-Darstellungen zeigen (Abb. 66).

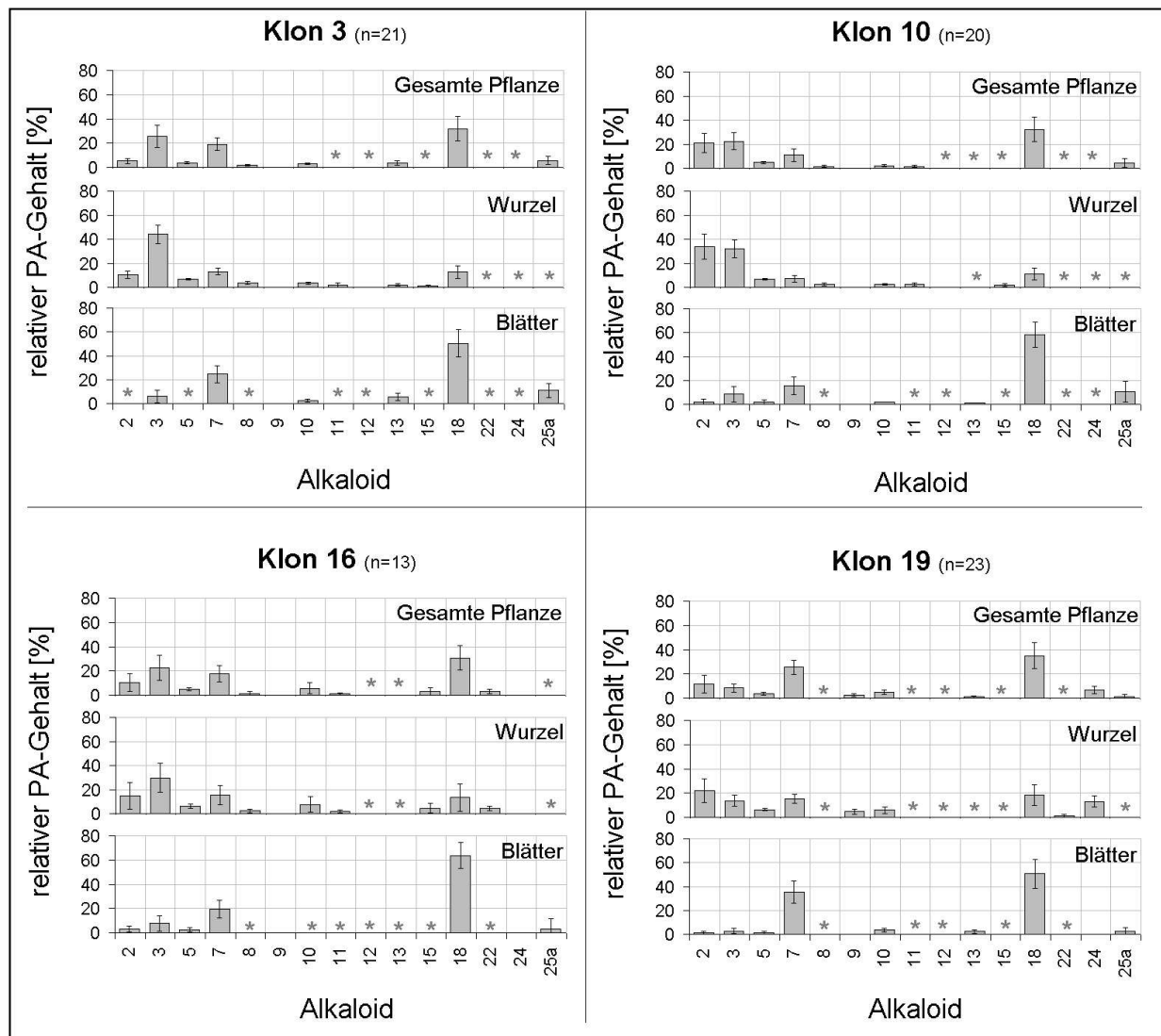


Abb. 65: PA-Muster der Rosettenpflanzen.

Angegeben sind die Mittelwerte und die Standardabweichungen für die gesamte Pflanze und die einzelnen Organe Wurzel und Blätter. Die Pflanzen befanden sich am Standort FS, die Ernte erfolgte im 2. Jahr nach der Auspflanzung (am 08.07.2000). Ergebnisse siehe auch im Anhang in Tab. 68 (Klon 3), Tab. 69 (Klon 10), Tab. 70 (Klon 16) und Tab. 71 (Klon 19). *=PA nur in Spuren vorhanden (relativer Anteil bei mindestens einer Pflanze <1%), n= Anzahl untersuchter Pflanzen.

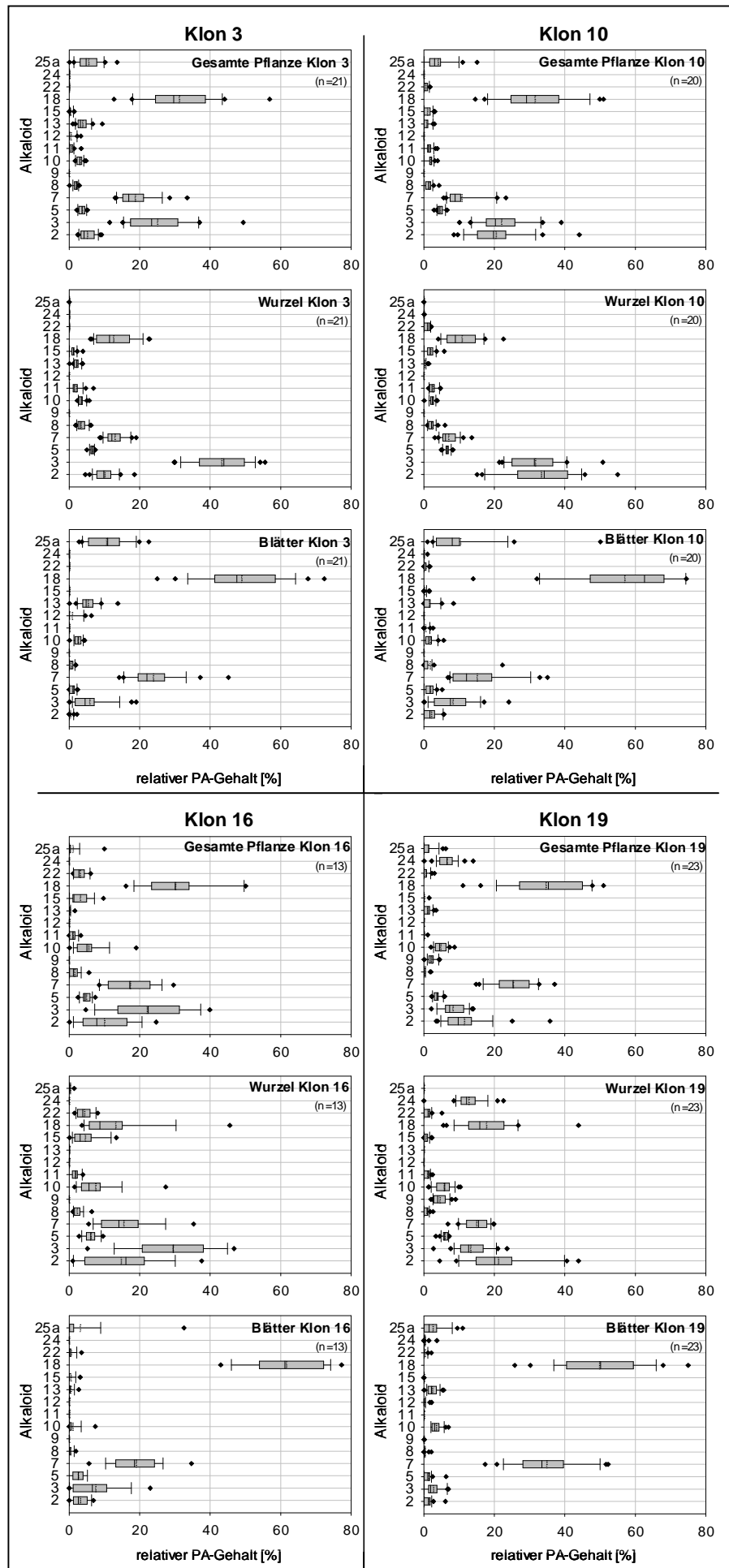


Abb. 66: Intraklonale Variabilität in den PA-Mustern der Rosettenpflanzen.

Weitere Angaben siehe Abb. 65.

n= Anzahl der untersuchten Pflanzen. Angaben zur Box-Whisker-Darstellung siehe Kap. 2.6.3.

Die Box-Whiskers-Darstellung verdeutlicht, wie groß die intraklonale Variabilität hinsichtlich der PA-Muster ist. Besonders große Schwankungen innerhalb der Klone treten bei Erucifolin (PA 18), Jacobin (PA 7), Senecionin (PA 2) und Seneciphyllin (PA 3) auf. Die Schwankungen sind je nach Organ und Klon verschieden stark. Die PA-Muster der Blätter variieren bei den Klonen 3, 10 und 19 stärker als in den Wurzeln, bei Klon 16 sind die PA-Muster der Wurzeln und Blättern etwa gleich variabel. Besonders groß ist bei allen Klonen die Variabilität von Erucifolin (PA 18) in den Blättern. So schwankt z.B. der relative Erucifolin- Gehalt der Blätter bei Pflanzen des Klones 10 zwischen 18% und 70%.

Blühende Pflanzen:

Auch bei den blühenden Pflanzen sind die Unterschiede in den PA-Mustern der verschiedenen Organe deutlich (Abb. 67), wobei die PA- Muster der Sproßachsen und Blütenköpfchen einander ähneln und deutlich von den PA- Mustern der Wurzeln und Blätter unterschieden werden können. Die Blätter haben im Vergleich zu den Sproßachsen und Blütenköpfchen nur 2 oder 3 PAs in größeren Anteilen, und zwar Jacobin (PA 7), Erucifolin (PA 18) und bei Klon 10, 16 und 19 noch Eruciflorin (PA 25a). In den Sproßachsen und den Blütenköpfchen kommen im Vergleich zu den Blättern noch höhere Gehalte von vor allem Senecionin (PA 2), Seneciphyllin (PA 3), Integerrimin (PA 5) und Jacobin (PA 10) vor. Die Wurzeln haben im Vergleich zu allen anderen Organen vor allem einen höheren Gehalt an Senecionin (PA 2), Seneciphyllin (PA 3) und einen deutlich geringeren Gehalt an Erucifolin (PA 18). Die Klone 3, 10 und 16 sind sich im blühenden Zustand in den PA- Mustern, wie bei den Rosettenpflanzen, relativ ähnlich. Klon 19 unterscheidet sich auch hier von den anderen Klonen darin, daß die Pflanzen dieses Klones in den Wurzeln zusätzlich Otsenin (PA 24) enthalten.

Die intraklonale Variabilität der PA-Muster ist auch bei den blühenden Pflanzen für einzelne PAs hoch, wie die Box- Whiskers- Darstellungen zeigen (Abb. 68). Am meisten schwanken Erucifolin (PA 18), Seneciphyllin (PA 3), Senecionin (PA 2) und Jacobin (PA 7). Bei den gesamten Pflanzen des Klones 10 schwankt z.B. der Gehalt an Jacobin (PA 7) zwischen 9,7% und 41,4%, der Gehalt an Erucifolin zwischen 12,5% und 44,6%.

Die Wurzeln und die Blütenköpfchen des Entwicklungsstadiums 5 sind bei den blühenden Pflanzen die Organe mit der geringsten intraklonalen Variabilität im PA-Muster.

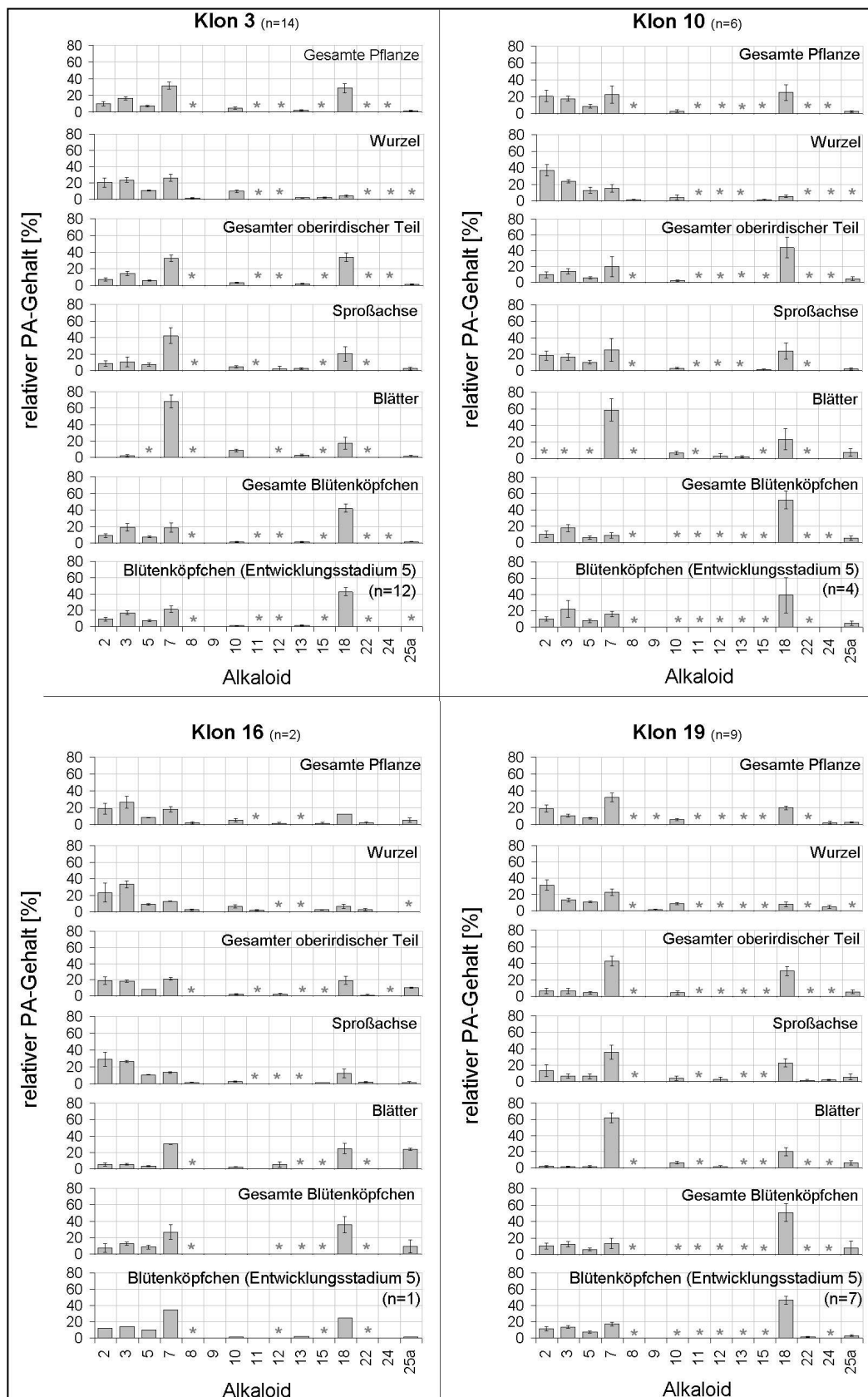


Abb. 67: PA-Muster der blühenden Pflanzen.

Angegeben sind die Mittelwerte und die Standardabweichungen. Die Pflanzen befanden sich am Standort TS und wurden am 07.07.2000, im 2. Jahr nach der Auspflanzung, geerntet. Nicht alle Pflanzen hatten Blütenköpfchen im Entwicklungsstadium 5. Ergebnisse siehe auch im Anhang in Tab. 72 (Klon 3), Tab. 73 (Klon 10), Tab. 74 (Klon 16), Tab. 75 (Klon 19).
 *=PA nur in Spuren vorhanden (rel. Anteil bei mindestens einer Pflanze <1%). n= Anzahl der untersuchten Pflanzen.

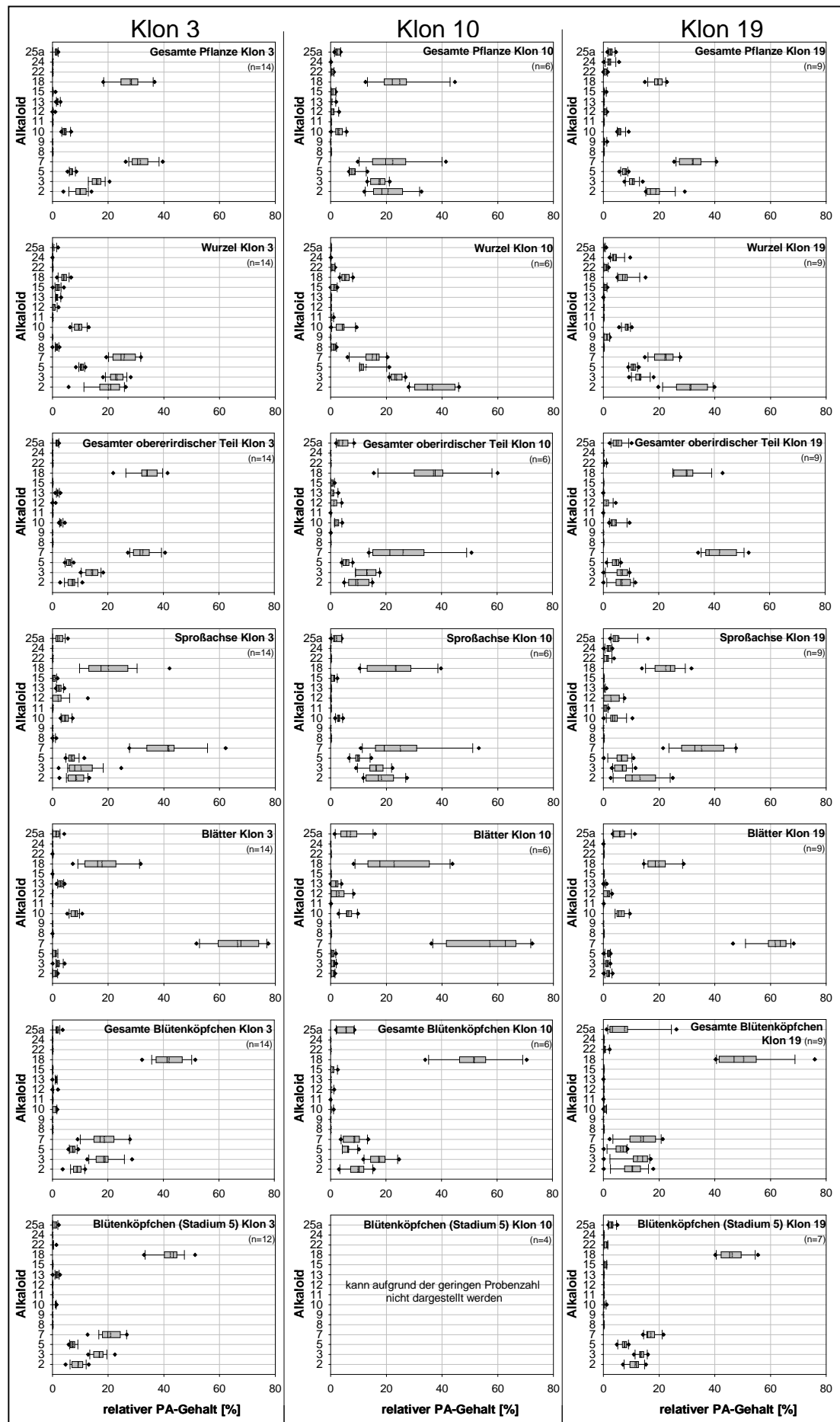


Abb. 68: Intraklonale Variabilität in den PA- Mustern der blühenden Pflanzen.
Weitere Angaben nächste Seite.

Abb. 68 (Fortsetzung): Intraklonale Variabilität in den PA-Mustern blühender Pflanzen.

n= Anzahl der untersuchten Pflanzen. Angaben zur Box-Whisker-Darstellung siehe Kap. 2.6.3. Klon 16 kann aufgrund der zu geringen Probenzahl (n= 2) nicht dargestellt werden, da die Box-Whiskers-Darstellung mindestens 6 Proben erfordert. Weitere Angaben siehe Abb. 67.

Zusammenfassung des Kapitels 3.7.1:

Die Klone unterscheiden sich in den morphologischen Merkmalen der Rosettenpflanzen meist signifikant. Im blühenden Zustand hingegen unterscheiden sich die Klone voneinander in keinem der untersuchten morphologischen Merkmale signifikant.

Die PA- Konzentration ist bei den Rosettenpflanzen in den Wurzeln und in den Blättern im Mittel etwa gleich hoch, bei den blühenden Pflanzen gibt es hingegen deutlichere Unterschiede in den PA- Konzentrationen der einzelnen Organe. Die Wurzeln und die Blütenköpfchen sind hier die Organe mit den höchsten PA-Konzentrationen. Die intraklonale Variabilität der Pflanzen bezüglich der PA-Konzentrationen ist bei den Rosettenpflanzen in der Tendenz größer als bei den blühenden Pflanzen, wobei allerdings ein Einfluß des Standortes nicht ausgeschlossen werden kann: die Rosettenpflanzen befanden sich am Standort FS, die blühenden Pflanzen am Standort TS.

Sowohl bei den Rosettenpflanzen als auch bei den blühenden Pflanzen ist das PA-Muster der Wurzeln und Blätter deutlich zu unterscheiden: in den Wurzeln ist mehr Senecionin (PA 2) und Seneciphyllin (PA 3) und weniger Erucifolin (PA 18) und Jacobin (PA 7) als in den Blättern enthalten. Bei den blühenden Pflanzen sind zudem die PA- Muster der Sproßachsen und Blütenköpfchen einander ähnlich und durch das Vorhandensein von hohen Erucifolin- Anteilen (PA 18) deutlich von den PA-Mustern der Wurzeln und durch das Vorhandensein höherer Anteile von Senecionin (PA 2), Seneciphyllin (PA 3) und Integerrimin (PA 5) deutlich von den PA- Mustern der Blätter zu unterscheiden. Bei dem Vergleich der PA-Muster der Rosettenpflanzen und der blühenden Pflanzen fällt auf, daß die PA-Muster trotz der unterschiedlichen Entwicklungsphasen sehr ähnlich sind.

Die intraklonale Variabilität der PA-Muster ist bei den Rosettenpflanzen im allgemeinen geringer als bei den blühenden Pflanzen. Dieses kann durch den Vergleich der Box-Whiskers-Darstellungen gezeigt werden. Auch hier könnte aber zusätzlich der Standort einen Einfluß auf die Unterschiede zwischen den Rosettenpflanzen und den blühenden Pflanzen haben.

Die verschiedenen Klone unterscheiden sich in der Variabilität der einzelnen Organe hinsichtlich der PA- Muster. Das Organ mit der geringsten Variabilität im PA-Muster ist bei den Rosettenpflanzen die Wurzel, bei den blühenden Pflanzen sind es die Wurzeln und die Blütenköpfchen (Entwicklungsstadium 5).

3.7.2 Standorteinfluß

Der Vergleich der beiden Standorte TS (trocken und sonnig) und FS (feucht und schattig) ist nur für die 1-jährigen Rosettenpflanzen möglich, da nur in diesem Jahr genügend Pflanzen von allen Klonen an den beiden Standorten vorhanden waren. Blühende Pflanzen konnten bezüglich der Standorte nicht verglichen werden, da auf dem Standort FS kaum Pflanzen zur Blüte gelangten. Die Untersuchung der Biomasse und die PA-Analysen wurden im 1. Jahr nur an jeweils 5 Pflanzen pro Klon und Standort durchgeführt, da für die Untersuchungen in dem darauf folgenden Jahr noch Pflanzenmaterial auf den Standorten verbleiben sollte. Aufgrund eines Versuchsfehlers sind für die PA-Analyse von Klon 10 am Standort FS nur 4 Pflanzen bestimmbar gewesen. Die einjährigen Rosettenpflanzen wurden am 12.10.1999 geerntet. Die Anpflanzung erfolgte am 06.04.1999 (Standort TS) und am 07.04.1999 (Standort FS).

3.7.2.1 Morphologie

Aus Abb. 69 geht hervor, daß der Standorteinfluß auf den Rosettendurchmesser nicht eindeutig ist.

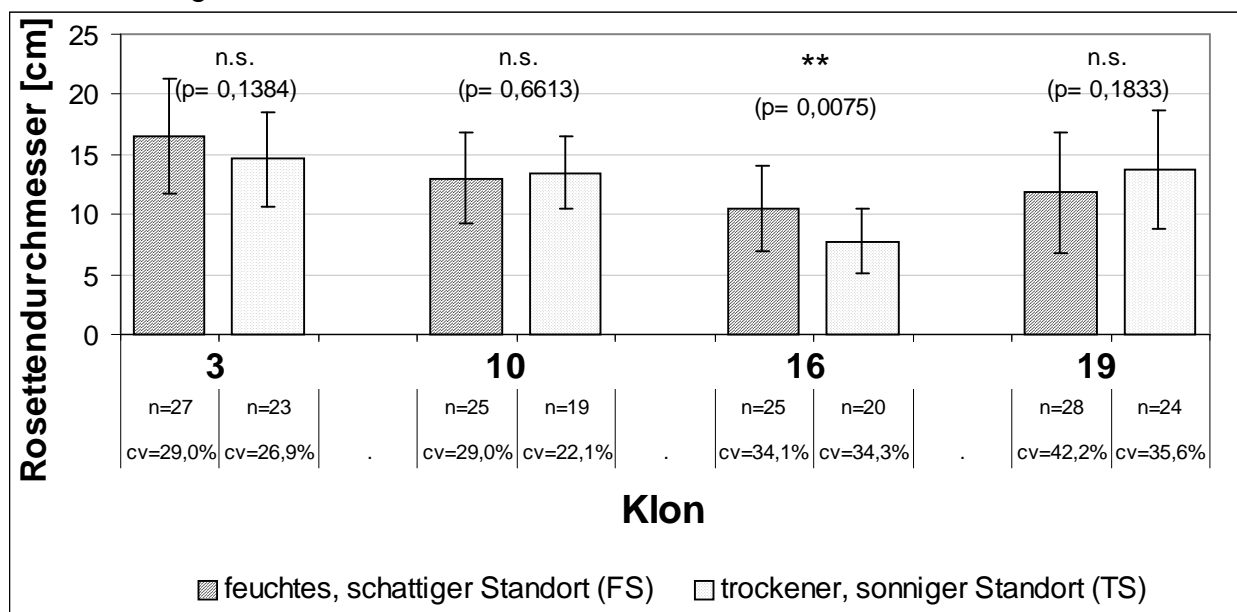


Abb. 69: Standorteinfluß auf den Rosettendurchmesser der einjährigen Rosettenpflanzen.

Die Untersuchung erfolgte am 12.10.1999. Ergebnisse siehe auch Tab. 76 im Anhang.

n= Anzahl untersuchter Pflanzen, cv [%]= relative Standardabweichung.

Signifikanzen: n.s. = nicht signifikant, ** = stark signifikant.

Während bei den Klonen 3 und 19 auf dem Standort TS ein geringerer Durchmesser festzustellen war als am Standort FS, war der Durchmesser bei den Klonen 10 und 19 am Standort TS höher. Die Unterschiede zwischen den Standorten sind jedoch nur für Klon 16 signifikant. Auch in der Variabilität (cv [%]) der Rosettendurchmesser unterscheiden sich die einzelnen Klone an den beiden Standorten nur wenig, bei den meisten Klonen ist die intraklonale Variabilität am Standort FS leicht erhöht. Ein größerer Standorteinfluß liegt für die Blattzahl vor (Abb. 70).

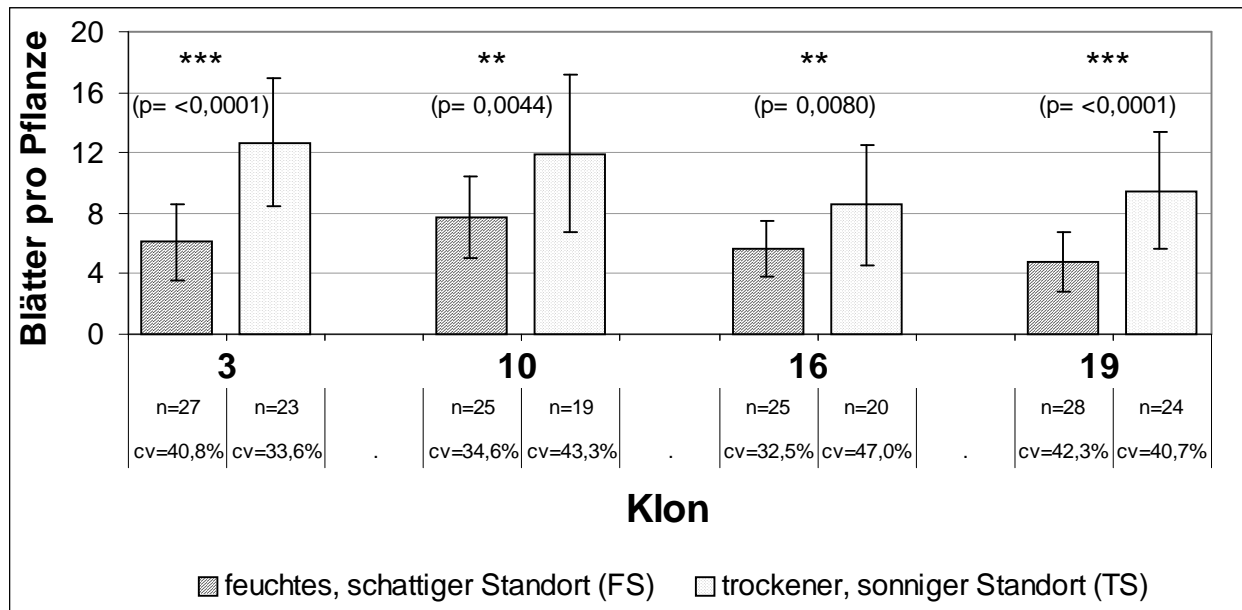


Abb. 70: Standorteinfluß auf die Anzahl der Blätter der einjährigen Rosettenpflanzen.

Ergebnisse siehe auch Tab. 76 im Anhang. n= Anzahl untersuchter Pflanzen, cv [%]= relative Standardabweichung. Signifikanzen: ** = stark signifikant, *** = sehr stark signifikant.

Bei allen Klonen sind die Blattzahl der Pflanzen auf dem Standort TS signifikant höher als am Standort FS. Die Blattzahlen sind am Standort TS bei Klon 3 um ein 2,1-faches, bei Klon 10 um ein 1,5-faches, bei Klon 16 um ein 1,5-faches und bei Klon 19 um ein 2,0-faches höher als am Standort FS.

Die intraklonale Variabilität in den Blattzahlen (siehe cv) ist hingegen uneinheitlich. Bei Klon 3 und 19 ist die intraklonale Variabilität am Standort FS höher, bei Klon 10 und 16 ist sie höher am Standort TS.

3.7.2.2 Biomasse

Wie die Darstellung der Biomasse an den beiden Standorten zeigt (Abb. 71), besteht ein sehr starker Standorteinfluß auf die Biomasse der Rosettenpflanzen. Der Standorteinfluß ist für jeden Klon signifikant. Die Biomasse ist auf dem Standort TS im Vergleich zum Standort FS bei den Klonen um die folgenden Faktoren erhöht: Klon 3: 3,4-fach, Klon 10: 5,5-fach, Klon 16: 3,1-fach und Klon 19: 7,2-fach.

Die intraklonalen Variabilitäten in der Biomasse unterliegen offenbar ebenfalls einem Standorteinfluß (Tab. 31), da sich die relativen Standardabweichungen für die Standorte deutlich unterscheiden.

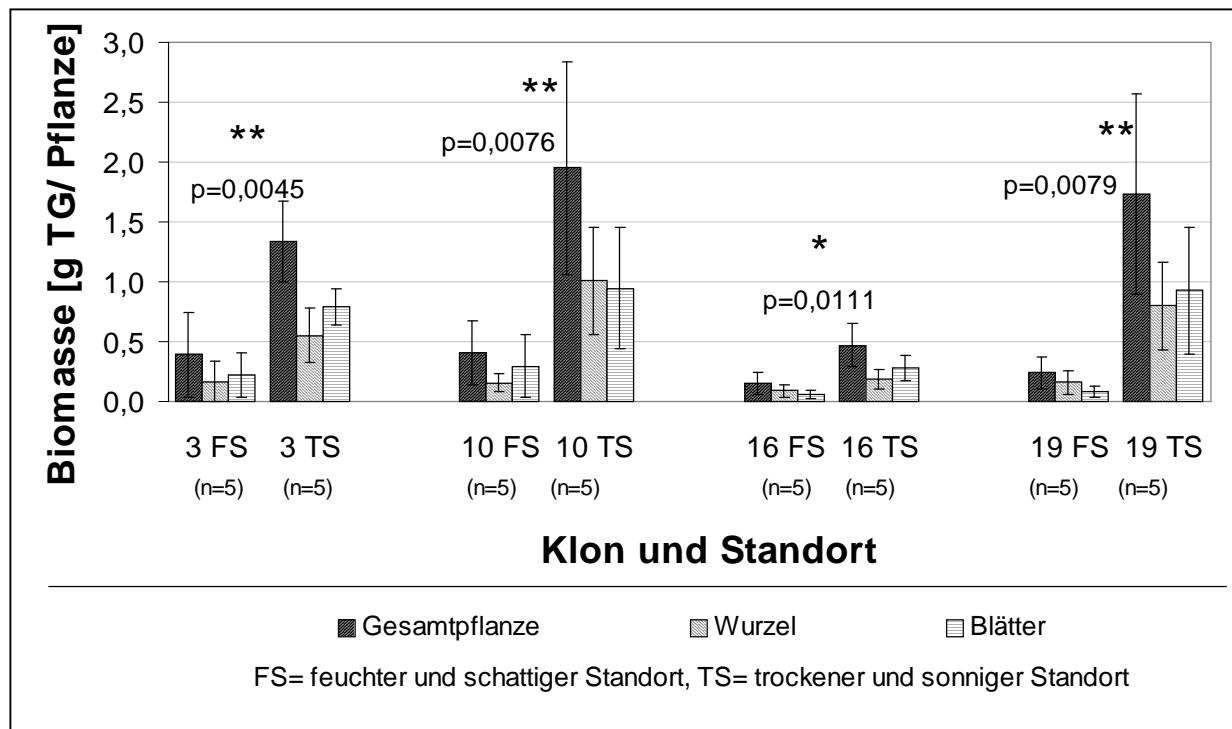


Abb. 71: Standorteinfluß auf die Biomasse der einjährigen Rosettenpflanzen.

n= Anzahl untersuchter Pflanzen. Angegebene Signifikanzen beziehen sich jeweils auf die Standortunterschiede der gesamten Pflanzen. Ergebnisse siehe auch Tab. 77 im Anhang. Signifikanzen: n.s. = nicht signifikant, * = schwach signifikant, ** = stark signifikant, *** = sehr stark signifikant.

Klon	Standort	relative Standardabweichungen (cv%) innerhalb der Klon		
		Gesamt-pflanze	Wurzel	Blätter
3	FS	91%	102%	85%
	TS	25%	41%	19%
10	FS	66%	45%	88%
	TS	46%	45%	53%
16	FS	57%	58%	56%
	TS	38%	45%	37%
19	FS	53%	62%	60%
	TS	48%	46%	57%

Tab. 31: Standorteinfluß auf die intraklonale Variabilität der Biomasse.

Angaben für die einjährigen Rosettenpflanzen. Probenzahl pro Klon und Standort: n=5

FS= feuchter, schattiger Standort
TS= trockener, sonniger Standort

Die intraklonale Variabilität der Biomasse ist für alle Klone am Standort FS höher als am Standort TS. Dieses gilt sowohl für die gesamten Pflanzen als auch für die Wurzeln und Blätter. Die Klone unterscheiden sich dabei in den standortbedingten Variabilitätsunterschieden zum Teil erheblich. Klon 3 hat von allen Klone zwar die geringste Variabilität am Standort TS, aber die größte Variabilität aller Klone am Standort FS. Zur Untersuchung des Standorteinflusses bietet sich zudem die statistische Untersuchung der *Wechselwirkung (Interaktion)* an (KÖHLER ET AL. 1996, BACKHAUS ET AL. 2000).

Wenn bestimmte Standortunterschiede auf einige Genotypen einen größeren oder geringeren Einfluß haben als auf andere Genotypen, dann wird von einer *Wechselwirkung* zwischen Klon und Standort gesprochen. Sehr anschaulich kann das Vorhandensein von Wechselwirkungen durch das graphische Auftragen der Faktorenstufenmittelwerte geprüft werden. Dafür werden die Mittelwerte der Faktoren (=Standorte und Klone) graphisch dargestellt und durch eine Gerade (sie entspricht der Regressionsgeraden) miteinander verbunden (z.B. für die Biomasse siehe Abb. 72). Die Steigung der Regressionsgeraden (= Regressionskoeffizient b) stellt dabei die Umweltempfindlichkeit (environmental sensitivity) dar (FALKONER UND MACKAY 1996). Laufen die eingezeichneten Geraden annähernd parallel, unterscheiden sich die Klone nicht in ihrer Reaktion auf den Standortunterschied, und es liegen keine Wechselwirkungen zwischen den Faktoren Standort und Klon vor. Unterschiedlich starke Steigungen weisen auf unterschiedliche Empfindlichkeiten bezüglich der Umwelt hin. Neben der graphischen Darstellung der Wechselwirkungen läßt sich durch eine Varianzanalyse überprüfen, ob graphisch sichtbare Wechselwirkungen auch signifikant sind (s.u.)

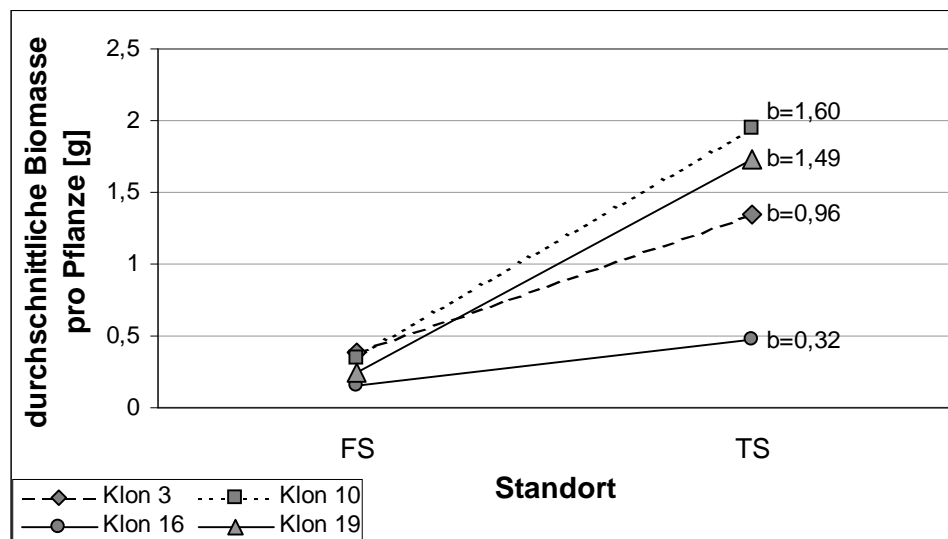


Abb. 72: Umweltempfindlichkeit der Rosettenpflanzen in Bezug auf die Biomasse.

Angegeben sind die Mittelwerte für die einzelnen Klone der einjährigen Rosettenpflanze. b = Steigung der Regressionsgeraden. FS= feuchter, schattiger Standort, TS= trockener, sonniger Standort

Die graphische Darstellung der Biomasse an den beiden Standorten (Abb. 72) zeigt, daß sich die Klone in ihrer Umweltempfindlichkeit mit Auswirkung auf das Wachstum unterscheiden. Im Verhältnis zum Standort FS zeigen die Klone 10 und 19 beide ein besseres Wachstum am Standort TS. Auch die Klone 3 und 16 wachsen am Standort TS besser, aber sie können ihre Biomasse an diesem Standort nicht im gleichen Maße steigern wie die Klone 10 und 19. Aufgrund der unterschiedlichen Umwelt-Empfindlichkeit kehren sich bei 2 Klonen die Wachstumseigenschaften um: Klon 3 wächst am Standort FS besser als Klon 19, am Standort TS hingegen aber schlechter als Klon 19. Die geringste Umweltempfindlichkeit hat Klon 16, sichtbar an der geringsten Steigung der Regressionsgeraden.

Die Zusammenhänge zwischen den Standorten und der Biomasse wurden mit einer Varianzanalyse (Anova) statistisch untersucht (Tab. 32). Ob sich die Klone in der standortbedingten Veränderung der Biomasse signifikant unterscheiden, sagt der Wechselwirkungsterm Klon x Standort der Anova.

	df	F-Wert	P-Wert	Signifikanz
Standort	1	41,891	<0,001	***
Klon	3	4,674	0,008	**
Klon x Standort	3	3,013	0,044	*

Tab. 32: Varianzanalyse für die Biomasse der Klone an beiden Standorten.

Das Analyseverfahren wurde nach BÄRLOCHER (1999) unter Verwendung der Univariaten Varianzanalyse des Statistikprogrammes SPSS durchgeführt. Signifikanzen: * = schwach signifikant, ** = stark signifikant, *** = sehr stark signifikant.

Der Standort und der Klon haben jeweils einen signifikanten Einfluß auf die Biomasse. Die signifikante Wechselwirkung Klon x Standort besagt, daß die Klone signifikant unterschiedlich auf die Standortunterschiede mit dem Wachstum reagieren.

3.7.2.3 PA- Konzentration

Der Einfluß des Standortes auf die Gesamt-PA-Konzentration ist für alle Klone, mit Ausnahme von Klon 16, signifikant (Abb. 73). Bei allen Klonen ist die Gesamt-PA-Konzentration am Standort TS höher als am Standort FS.

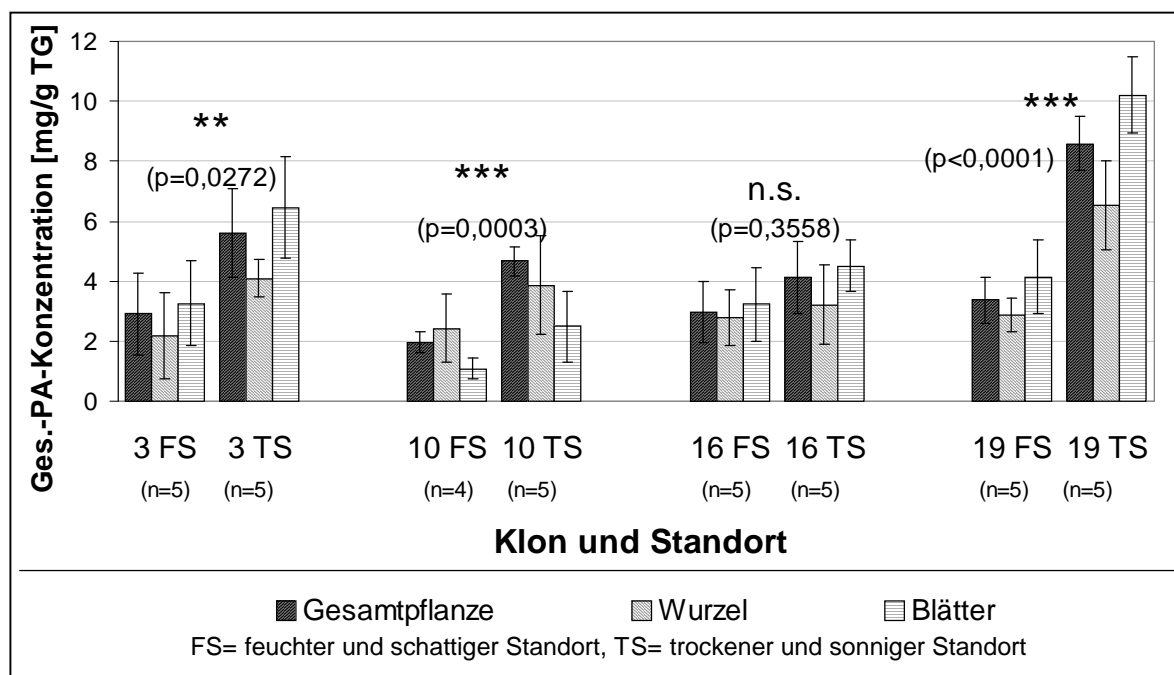


Abb. 73: Standorteinfluß auf die Gesamt-PA-Konzentration der Rosettenpflanzen.

Die Pflanzen wurden am 12.10.1999 im 1. Jahr nach der Auspflanzung geerntet. Ergebnisse siehe auch Tab. 78 im Anhang. n= Anzahl untersuchter Pflanzen. Angegebene Signifikanzen beziehen sich auf die gesamten Pflanzen. Ges. PA- Konzentration = Gesamt- PA- Konzentration. Signifikanzen: n.s. = nicht signifikant, ** = stark signifikant, *** = sehr stark signifikant.

Die PA-Konzentration ist, in Bezug auf die ganze Pflanze, auf dem Standort TS im Vergleich zum Standort FS bei den Klonen um die folgenden Faktoren erhöht: Klon 3: 1,9-fach, Klon 10: 2,4-fach, Klon 16: 1,4-fach, Klon 19: 2,5-fach. Für die gesamten Pflanzen ist die intraklonale Variabilität der PA-Konzentrationen am feuchten Standort größer als am trockenen Standort (Tab. 33). Der Einfluß auf die intraklonale Variabilität in der PA-Konzentration der einzelnen Organe ist hingegen nicht eindeutig.

Klon	Standort	relative Standardabweichungen (cv) innerhalb der Klon		
		Gesamt- pflanze	Wurzel	Blätter
3	FS	47%	66%	44%
	TS	26%	15%	26%
10	FS	17%	46%	34%
	TS	11%	43%	47%
16	FS	34%	34%	38%
	TS	29%	41%	19%
19	FS	23%	20%	30%
	TS	10%	23%	12%

Tab. 33: Standorteinfluß auf die intraklonale Variabilität der Gesamt-PA-Konzentration.

Probenzahl pro Klon und Standort: $n=5$ (mit Ausnahme Klon 10, Standort FS: $n=4$).
 FS= feuchter, schattiger Standort
 TS= trockener, sonniger Standort

Auch in Bezug auf die PA-Konzentrationen ist die Umweltempfindlichkeit der Klone verschieden (Abb. 74).

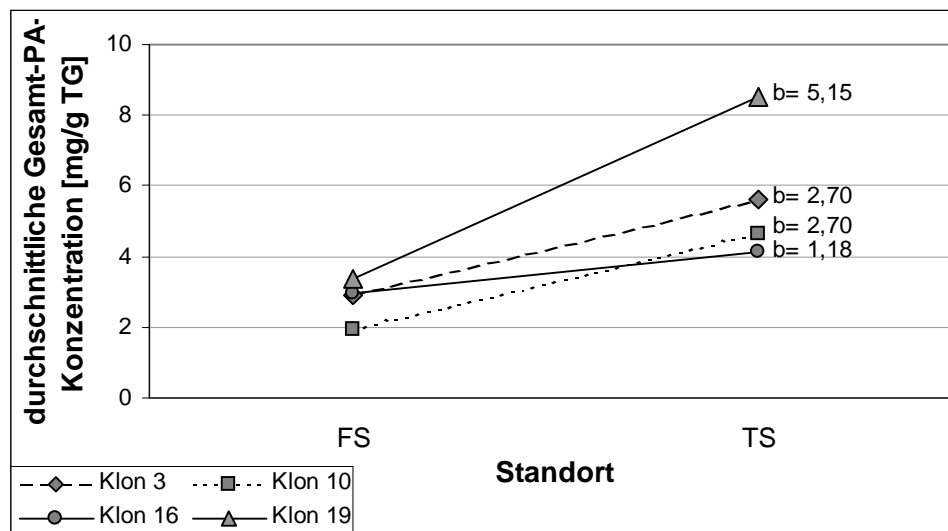


Abb. 74: Umweltempfindlichkeit der Rosettenpflanzen in Bezug auf die Gesamt-PA-Konzentration.

Angegeben sind die Mittelwerte für die einzelnen Klone. b = Steigung der Regressionsgeraden.
 FS= feuchter, schattiger Standort, TS= trockener, sonniger Standort.

Die Klone 3 und 10 verhalten sich ähnlich. Klon 19 reagiert mit der größten Umweltempfindlichkeit. Klon 16 zeigt, wie schon in Bezug auf die Biomasse, die geringste Reaktion auf den Standort.

Das Feld und der Klon haben jeweils einen signifikanten Einfluß auf die PA-Konzentration (Tab. 34). Die Wechselwirkung Klon x Feld ist signifikant und besagt, daß die Klone sich in ihrer Reaktion auf den Standort signifikant unterscheiden.

	df	F-Wert	P-Wert	Signifikanz
Standort	1	60,707	<0,001	***
Klon	3	12,060	<0,001	***
Klon x Standort	3	6,603	0,001	***

Tab. 34: Varianzanalyse für die Gesamt-PA-Konzentration der Klone an beiden Standorten.

Das Analyseverfahren wurde nach BÄRLOCHER (1999) unter Verwendung der Univariaten Varianzanalyse des Statistikprogrammes SPSS durchgeführt. Signifikanzen: *** = sehr stark signifikant.

3.7.2.4 PA-Muster

Der Standort hat nur einen geringen Effekt auf die PA-Muster der Klone, wobei sich der Standorteinfluß bei allen Klonen ähnlich auswirkt (Abb. 75).

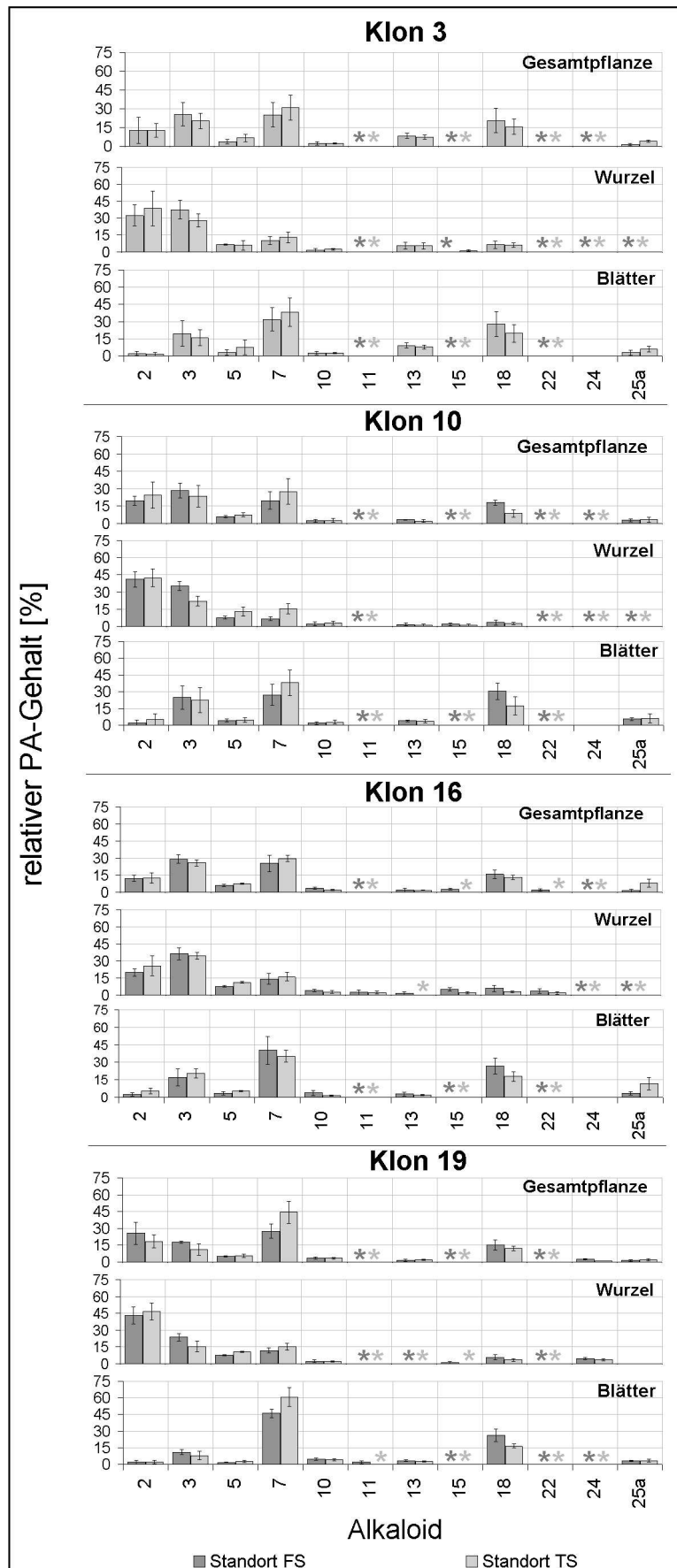


Abb. 75: Standorteinfluß auf das PA-Muster von 1-jährigen Rosettenpflanzen.

Für die 4 Klone sind jeweils die Muster der Standorte TS (trocken und sonnig) und FS (feucht und schattig) angegeben.

*=PA nur in Spuren vorhanden (rel. Anteil bei mindestens einer Pflanze <1%)

n= Anzahl untersuchter Pflanzen. Probenzahl n=5 (außer Klon 10 Standort FS: n=4). Ergebnisse siehe auch im Anhang (Klon 3 Tab. 79, Klon 10 Tab. 80, Klon 16 Tab. 81, Klon 19 Tab. 82).

Am Standort TS ist im Vergleich zum Standort FS bei allen Klonen (Gesamtpflanze) der Anteil von Jacobin (PA 7) und Eruciflorin (PA 25a) leicht erhöht, der Anteil von Seneciphyllin (PA 3), Integerrimin (PA 5) und Erucifolin (PA 18) hingegen etwas verringert.

Eine Box-Whiskers-Darstellung der intraklonalen Variabilität der PA-Muster ist hier nicht möglich, da das verwendete Statistikprogramm (SigmaPlot) für die Darstellung eine Probenzahl von $n \geq 6$ benötigt.

Zusammenfassung des Kapitels 3.7.2:

Die untersuchten Standortfaktoren Licht und Feuchtigkeit haben keinen deutlichen Einfluß auf den Rosettendurchmesser. Ein deutlichen Einfluß des Standortes gibt es hingegen auf die Blattzahl, die Biomasse und die PA- Konzentration: die Pflanzen des trockenen, sonnigen Standortes hatten eine erhöhte Blattzahl, Biomasse und PA- Konzentration im Vergleich zu den Pflanzen des feuchten, schattigen Standortes. Die intraklonale Variabilität ist für die Biomasse und die PA- Konzentration am Standort FS höher als am Standort TS. Der Einfluß des Standortes auf die PA- Muster ist schwach: am Standort TS ist der Anteil an Jacobin (PA 7) und Eruciflorin (PA 25a) etwas erhöht und der Anteil von Seneciphyllin (PA 3), Integerrimin (PA 5) und Erucifolin etwas verringert im Vergleich zu dem Standort FS. Die Darstellung der Wechselwirkungen der Klone mit der Umwelt zeigt, daß sich die Klone an den verschiedenen Standorten unterschiedlich gut behaupten können.

3.7.3 Kontrollversuch: Intraklonale Variabilität unter in-vitro-Bedingungen

Die intraklonale Variabilität von *S. jacobaea* in Bezug auf Morphologie, Biomasse, PA-Konzentration und der PA-Muster wurde in den Kapiteln 3.7.1 und 3.7.2 untersucht. Dabei wurde darauf geachtet, daß die Standortbedingungen für die Pflanzen eines Standortes möglichst identisch waren. Wirklich identische Standortbedingungen sind aber an einem natürlichen Standort experimentell nie zu erreichen. Um die Variabilität ganz ohne Einfluß von Umweltfaktoren darzustellen, wurden 15 Pflanzen des Klonen 10 unter in-vitro-Bedingungen vermehrt und kultiviert. Die Nährstoffverhältnisse und die klimatischen Bedingungen waren damit für alle Pflanzen gleich. Angaben zum Pflanzenmaterial und zur Kultivierung siehe Kap. 2.2.5.

3.7.3.1 Morphologie

Um eine Vorstellung von der morphologischen Variabilität des Klonen unter in-vitro-Bedingung zu bekommen, wurden die einzelnen Pflanzen bei der Probenahme fotografiert (Abb. 76) und Blattzahl und Rosettendurchmesser bestimmt (Abb. 77).

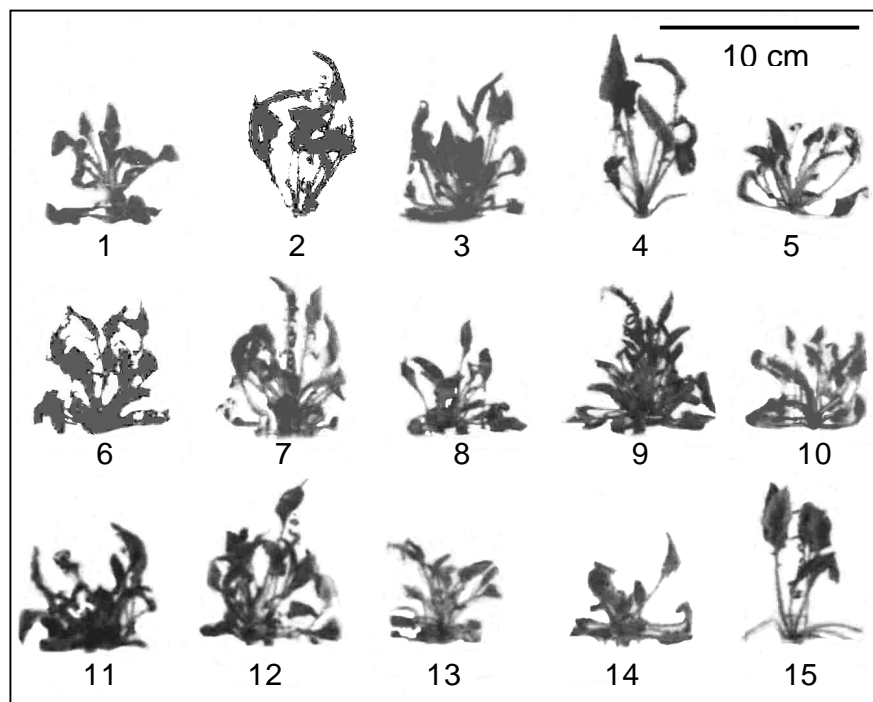


Abb. 76: Habitus der 15 in-vitro-Pflanzen (Klon 10)

Die Pflanzen wurden zum Zeitpunkt der Probenahme fotografiert. Der Maßstab ist für alle Pflanzen gleich.

Die einzelnen Pflanzen unterscheiden sich trotz genetischer Identität und identischen Wachstumsbedingungen in ihrem Habitus zum Teil deutlich. Morphologisch lassen sich zwei Typen unterscheiden:

Habitus Typ 1: wenige Blätter, Blätter überwiegend mit länglichen Blattstielen und großer Blattfläche (Pflanzen 2,4,15).

Habitus Typ 2: viele kleine Blätter, Blätter überwiegend mit kurzen Blattstielen und kleinen Blattflächen (Pflanzen 8, 9, 12, 13).

Die übrigen Pflanzen liegen morphologisch zwischen diesen beiden Typen.

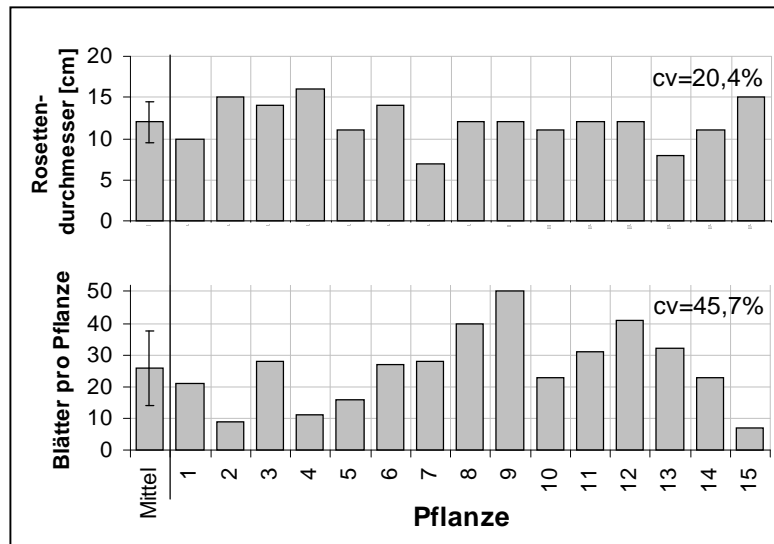


Abb. 77 Intraklonale Variabilität der morphologischen Merkmale der in-vitro-kultivierten Rosettenpflanzen.

Angegeben sind die Werte der einzelnen Pflanzen (Klon 10) und die Mittelwerte und Standardabweichungen für den Rosettendurchmesser und die Blattanzahl. Ergebnisse siehe auch im Anhang (Tab. 83).

cv[%] = relative Standardabweichung der Mittelwerte.

Mittel = Mittelwert der 15 untersuchten Pflanzen.

Der Rosettendurchmesser schwankt in der in-vitro-Kultur mit einer relativen Standardabweichung (cv) von 20,4% um den Mittelwert. Am natürlichen Standort schwankten die Rosettenpflanzen des Klonen 10 hingegen um $cv = 34,8\%$ (siehe Abb. 59). Die Blattzahl pro Pflanze schwankt mit $cv = 45,7\%$ fast genauso stark wie am natürlichen Standort, dort betrug die Schwankung $cv = 43,6\%$ (siehe Abb. 59).

3.7.3.2 Biomasse

Abb. 78 zeigt, daß auch in der in-vitro-Kultur eine deutliche intraklonale Variabilität in der Biomasse besteht.

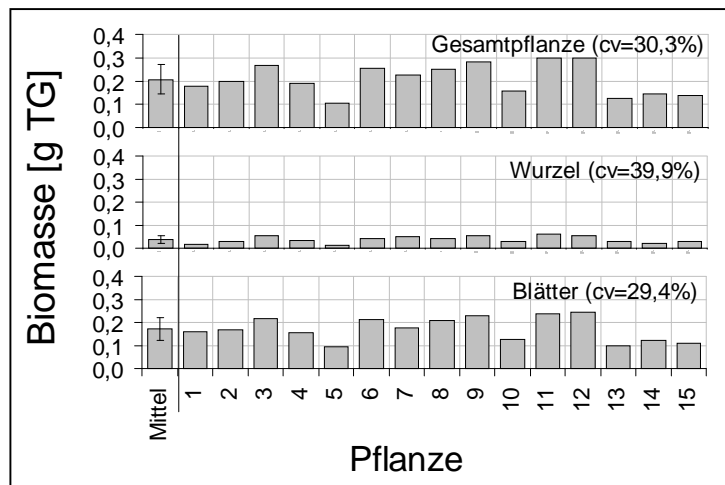


Abb. 78: Intraklonale Variabilität der Biomasse der in-vitro-kultivierten Rosettenpflanzen.

Angegeben sind die Mittelwerte und Standardabweichungen der einzelnen Pflanzen und Organe von Pflanzen des Klonen 10. Ergebnisse siehe auch Tab. 84 im Anhang.

cv[%] = relative Standardabweichung der Mittelwerte.

Mittel = Mittelwert der 15 untersuchten Pflanzen.

Die Biomasse der gesamten Pflanzen ist im Mittel mit 0,21g TG halb so hoch wie im Freiland mit 0,41g TG (Abb. 62). Die Schwankungen um den Mittelwert betragen für die gesamten Pflanzen $cv = 30,3\%$, für die Wurzel $cv = 39,9\%$ und für die Blätter $cv = 29,4\%$. Damit ist die intraklonale in-vitro-Variabilität halb so groß wie im Freiland, wo sie für die gesamten Pflanzen bei $cv = 73,8\%$, für die Wurzel bei $cv = 72,7\%$ und die Blätter bei $cv = 78,1\%$ lag.

3.7.3.3 PA-Konzentration

Die intraklonalen Schwankungen innerhalb des in-vitro-kultivierten Klones 10 sind in Abb. 79 dargestellt.

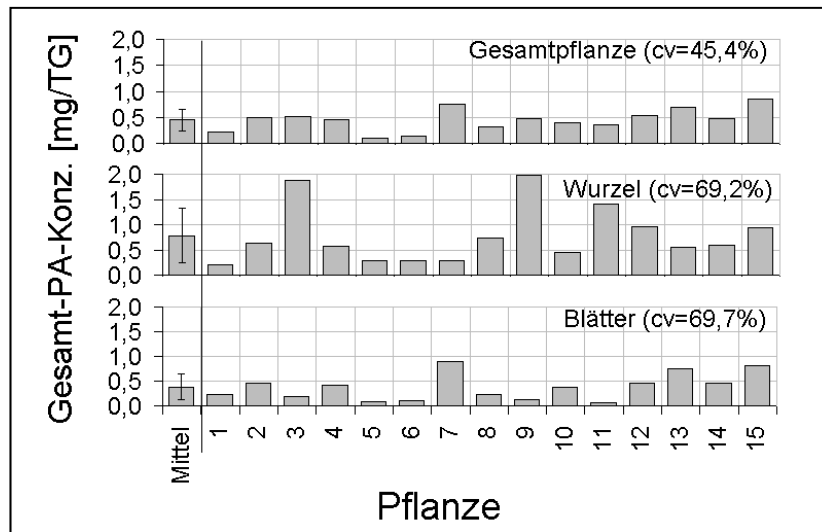


Abb. 79: PA-Konzentrationen der vitro-kultivierten Rosettenpflanzen.

Ergebnisse siehe auch Tab. 84 im Anhang. cv[%]= relative Standardabweichung der Mittelwerte. Mittel = Mittelwert der 15 untersuchten Pflanzen

Die PA-Konzentrationen der in-vitro-Pflanzen liegen mit 0,45 mg/g TG für die gesamten Pflanzen, 0,79 mg/g TG für die Wurzeln und 0,38 mg/g TG für die Blätter deutlich niedriger als bei den Pflanzen im Freiland (Abb. 65): dort waren die PA-Konzentrationen der gesamten Pflanzen 1,96 mg/g TG, der Wurzeln 2,23 mg/g TG und der Blätter 1,76 mg/g TG. Damit liegen die PA-Konzentrationen der Pflanzen im Freiland für die gesamten Pflanzen 4,4-fach, für die Blätter 4,6-fach und für die Wurzel um 2,8-fach höher als bei den Pflanzen der in- vitro- Kultur.

Die intraklonale Variabilität ist für die gesamten Pflanzen und den einzelnen Organen höher als im Freilandversuch: Die PA-Konzentration schwankt bei den gesamten Pflanzen um cv = 45,4%, bei der Wurzel um cv = 69,2% und bei den Blättern um cv = 69,7% um den Mittelwert. Die intraklonale Variabilität in der PA-Konzentration betrug im Freilandversuch für die gesamten Pflanzen cv = 33,3%, für die Wurzel cv = 28,4% und die Blätter cv = 49,7%.

3.7.3.4 PA-Muster

Abb. 80 zeigt die PA-Muster der 15 in-vitro-kultivierten Pflanzen des Klonen 10 für die gesamten Pflanzen, die Wurzeln und die Blätter.

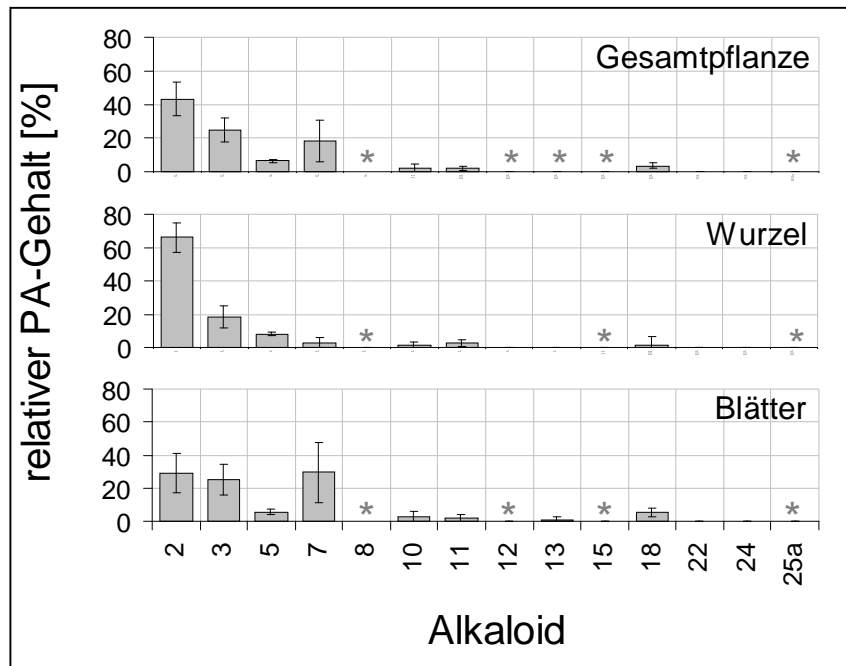


Abb. 80: PA-Muster der in-vitro- kultivierten Rosettenpflanzen des Klonen 10.

Ergebnisse siehe auch Tab. 86 im Anhang. Probenzahl n= 15 Pflanzen. *=PA nur in Spuren vorhanden (rel. Anteil bei mindestens einer Pflanze <1%).

Das PA-Muster ist bei der in-vitro -Kultur, im Vergleich zu dem PA-Muster des Klonen am Naturstandort (Abb. 65), deutlich zu Senecionin (PA 2) hin verschoben. In der in-vitro-Kultur wird erheblich weniger Erucifolin (PA 18) gebildet. Die Unterschiede im PA-Muster zwischen Wurzel und Sproß sind in-vitro viel geringer. Wenn man das PA-Muster mit den Ergebnissen der Untersuchungen der Standorteffekte (Kap. 3.7.2, Abb. 75) vergleicht, fällt auf, daß das PA-Muster der in-vitro-Pflanzen eher dem PA-Muster der Pflanzen auf dem Standort TS als auf dem Standort FS gleicht.

Die intraklonale Variabilität im PA-Muster soll auch hier anhand eines Box-Whisker-Plots dargestellt werden (Abb. 81). Es fällt auf, daß die Variabilität im PA-Muster der oberirdischen Pflanzenteile erheblich höher war als in den Wurzeln. Das war auch im Freiland (Abb. 66) bei diesem Klon der Fall. Die intraklonalen Variabilitäten der PA- Muster im in-vitro- Versuch sind vergleichbar groß wie die im Freilandversuch.

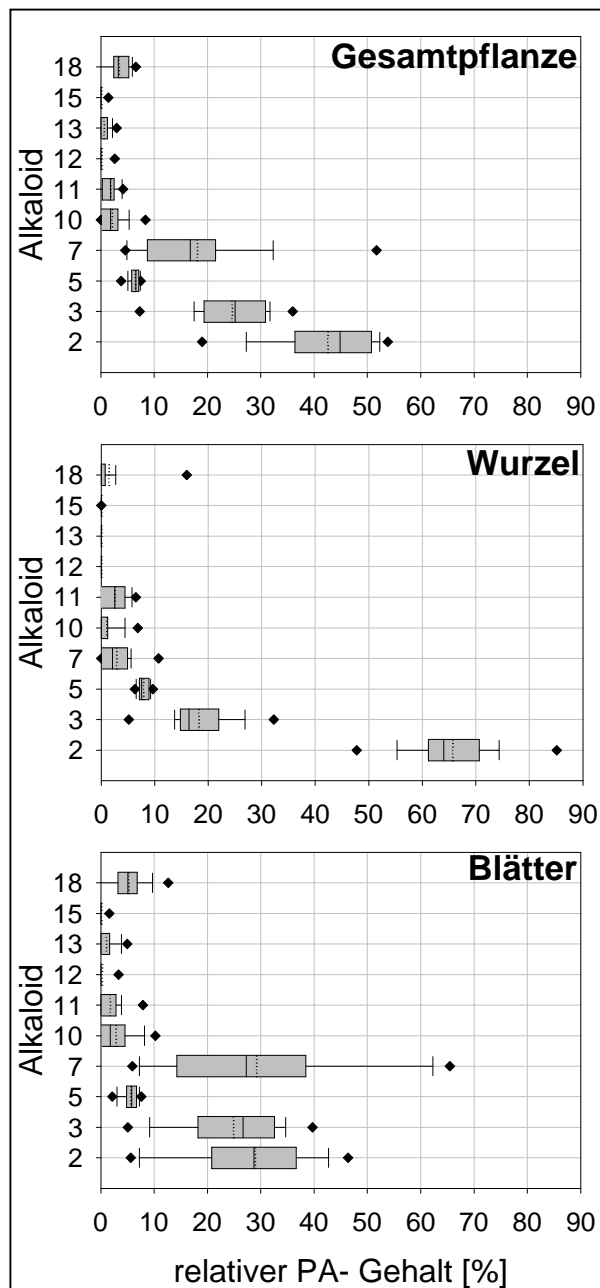


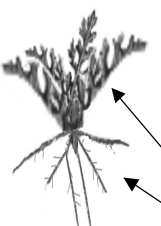
Abb. 81: Intraklonale Variabilität der PA-Muster-der in-vitro-kultivierten Rosettenpflanzen in der Box-Whiskers-Darstellung (Klon 10). Probenzahl n=15.

Zusammenfassung des Kapitels 3.7.3:

Die intraklonale Variabilität in der Morphologie, der PA-Konzentration und dem PA-Muster ist in der in-vitro-Kultur höher, als man es für genetisch identische Pflanzen erwarten würde. Eine mögliche Ursache könnte darin liegen, daß die gewählten Kulturbedingungen zu artifiziell waren. Die Kultivierung der Pflanzen in Erlenmeyerkolben und in lichtdurchlässigen MSOH- Medium scheint nicht optimal geeignet zu sein, um für die morphologische Entwicklung und der PA- Synthese der Pflanzen gleichmäßige Bedingungen zu schaffen und die Variabilität unter Ausschluß von Umweltfaktoren bestimmen zu können.

3.7.4 Räumliche Verteilung der PAs

Die quantitative Verteilung der PAs innerhalb der Pflanzen auf die einzelnen Organe der Rosettenpflanzen und blühenden Pflanzen zeigt Abb. 82.

A		PA- Anteile der Organe am Gesamt- PA-Gehalt der Pflanze [%]				PA- Konzentration [mg/g FG]				PA- Konzentration [mg/g TG]			
		Klon 3	Klon 10	Klon 16	Klon 19	Klon 3	Klon 10	Klon 16	Klon 19	Klon 3	Klon 10	Klon 16	Klon 19
		n=21	n=20	n=13	n=23	n=21	n=20	n=13	n=23	n=21	n=20	n=13	n=23
	Blätter	50,5 (14,9)	41,9 (12,9)	33,3 (17,1)	49,6 (15,2)	0,16 (0,09)	0,17 (0,08)	0,15 (0,10)	0,28 (0,12)	1,66 (0,76)	1,76 (0,89)	1,32 (0,72)	2,70 (0,95)
	Wurzel	49,5 (14,9)	58,1 (12,9)	66,7 (17,1)	50,4 (15,2)	0,73 (0,46)	0,63 (0,20)	0,40 (0,26)	0,64 (0,20)	2,82 (1,36)	2,22 (0,63)	1,62 (0,99)	2,07 (0,56)


B		PA- Anteile der Organe am Gesamt- PA-Gehalt der Pflanze [%]			PA- Konzentration [mg/g FG]			PA- Konzentration [mg/g TG]		
		Klon 3	Klon 10	Klon 19	Klon 3	Klon 10	Klon 19	Klon 3	Klon 10	Klon 19
		n=14	n=6	n=9	n=14	n=6	n=9	n=14	n=6	n=9
	Blütenköpfchen	52,7 (14,6)	29,6 (12,0)	19,5 (12,3)	1,40 (0,61)	0,72 (0,12)	0,91 (0,51)	5,45 (1,34)	3,12 (0,46)	3,81 (2,18)
	Sproßachse	8,0 (5,5)	16,5 (5,6)	8,9 (5,1)	0,15 (0,10)	0,43 (0,20)	0,22 (0,11)	0,60 (0,47)	1,40 (0,66)	0,82 (0,39)
	Blätter	18,5 (7,2)	14,8 (10,5)	21,4 (9,6)	0,32 (0,11)	0,22 (0,17)	0,62 (0,33)	1,66 (0,05)	1,24 (1,05)	2,89 (1,49)
	Wurzel	20,8 (10,26)	39,1 (10,7)	50,2 (17,5)	0,64 (0,19)	0,83 (0,17)	1,12 (0,33)	2,14 (0,84)	2,81 (0,62)	3,60 (0,99)

Abb. 82: Verteilung der PAs auf die Organe bei Rosettenpflanzen (A) und blühenden Pflanzen (B).

Die Pflanzen wurden im April 1999 angepflanzt, die Ernte der Pflanzen fand im Juli 2000 statt. Die blühenden Pflanzen stammen vom Standort TS, die Rosettenpflanzen vom Standort FS. Angaben zur Herstellung und Anpflanzung der Pflanzen siehe Kap. 2.2.4 und zu den Standorten siehe Kap. 2.3.

n= Anzahl der untersuchten Pflanzen. Angaben in Klammern: Standardabweichungen.

Die Klone der Rosettenpflanzen haben entweder gleiche PA-Anteile in den Wurzeln und in den Blättern (Klone 3 und 19) oder aber höhere PA-Anteile in den Wurzeln. Die blühenden Pflanzen sind, je nach Klon, unterschiedlich in der Verteilung der PAs auf die verschiedenen Organe. Mit Ausnahme des Klones 3 haben die Klone den größten PA-Anteil in den Wurzeln. Die Anzahl der Blütenköpfchen hat dabei natürlich einen großen Einfluß auf die anteilige Verteilung der PAs in den Pflanzen. Klon 3 war der Klon mit den meisten Blütenköpfchen pro Pflanze (Abb. 60), daher liegen hier mehr PAs anteilig in den Blütenköpfchen vor.

3.7.5 Biogenetische Zusammenhänge in der PA-Bildung

Die durchgeführten Freilandversuche mit den 4 genetisch verschiedenen Klonen bieten die Möglichkeit, über die Schwankungen zwischen den Pflanzen eines Klones Aussagen zu den Zusammenhängen der PA-Diversifizierung zu erhalten. Die folgenden statistischen Untersuchungen der Biomassen, PA-Konzentrationen und der PA-Muster sollen Erkenntnisse über Einflüsse und Wechselwirkungen dieser Größen liefern. Für die Berechnungen wurden die Ergebnisse der Rosettenpflanzen verwendet, weil bei den Rosettenpflanzen pro Klon die größte Anzahl an Pflanzen zur Verfügung standen. Außerdem eignen sich Rosettenpflanzen als Modell zur Erklärung der Diversifizierung besser, da sie nur aus den Organen Blatt und Wurzel

bestehen und daher erheblich weniger komplex und variabel aufgebaut sind wie die blühenden Pflanzen. In den statistischen Untersuchungen werden das Bestimmtheitsmaß r^2 , der Maßkorrelationskoeffizient r und die Signifikanzen der Korrelationen angegeben. Ein r^2 (siehe Kap. 2.6.4.2) von z.B. 0,5 bedeutet: 50% des Anteils des einen Wertes hängen von dem Anteil des anderen ab. Ein negativer Maßkorrelationskoeffizient r (siehe Kap. 2.6.4.1) bedeutet, daß die Werte von der Tendenz her gegenläufig vorkommen, daß also ein höherer Gehalt des einen Wertes gemeinsam mit einem niedrigeren Gehalt des anderen Wertes auftritt. Ein positiver r bedeutet, daß die beiden Werte gemeinsam entweder im geringeren oder in höherem Anteil auftreten.

3.7.5.1 Zusammenhang von Biomasse mit dem PA- Gehalt und der PA-Konzentration

Mit dem Vergleich der Biomasse einzelner Organe und der Gesamt-PA-Konzentration bzw. dem Gesamt- PA- Gehalt der gesamten Pflanzen soll geklärt werden, ob die Biomasse bestimmter Organe einen Einfluß auf die Gesamt- PA- Gehalte und Gesamt-PA-Konzentrationen der Pflanzen haben (Tab. 35). Der Gesamt-PA- Gehalt ist mit der Biomasse (Trockengewicht TG und Frischgewicht FG) der Pflanzen und Organe immer positiv korreliert, häufig signifikant. Die PA-Konzentration hingegen ist mit der Biomasse der Pflanzen und Organe nicht eindeutig korreliert, bei einigen Klonen sind die Korrelationen positiv, bei anderen negativ. Der Gesamt-PA- Gehalt in den Pflanzen der Klone 3, 10 und 16 ist mit der Biomasse der Wurzeln stärker korreliert als mit der Biomasse der Blätter.

untersuchtes Wertepaar		Klon															
		3 (n=21)				10 (n=20)				16 (n=13)				19 (n=21)			
		r^2	r	p	Sign.	r^2	r	p	Sign.	r^2	r	p	Sign.	r^2	r	p	Sign.
Gesamt-PA-Gehalt [mg pro Pflanze]	TG Gesamt-pflanze [g]	0,411	0,641	0,0017	**	0,835	0,914	0,0001	***	0,463	0,681	0,0104	**	0,888	0,942	<0,0001	***
Gesamt-PA-Gehalt [mg pro Pflanze]	TG Wurzel [g]	0,788	0,888	<0,0001	***	0,828	0,910	0,0001	***	0,501	0,708	0,0060	**	0,790	0,889	<0,0001	***
Gesamt-PA-Gehalt [mg pro Pflanze]	TG Blätter [g]	0,181	0,425	0,0547	n.s.	0,773	0,879	0,0001	***	0,304	0,552	0,0502	n.s.	0,826	0,909	<0,0001	***
Gesamt-PA-Konzentration [mg/g TG]	TG Gesamt-pflanze [g]	0,002	-0,052	0,8237	n.s.	0,200	-0,447	0,0482	*	0,065	0,255	0,3995	n.s.	0,011	0,107	0,6280	n.s.
Gesamt-PA-Konzentration [mg/g TG]	TG Wurzel [g]	0,142	0,377	0,0916	n.s.	0,146	-0,382	0,0964	n.s.	0,100	0,377	0,2919	n.s.	0,004	0,065	0,7675	n.s.
Gesamt-PA-Konzentration [mg/g TG]	TG Blätter [g]	0,077	-0,277	0,2247	n.s.	0,234	-0,484	0,0306	*	0,020	0,143	0,6416	n.s.	0,020	0,142	0,5174	n.s.
Gesamt-PA-Gehalt [mg pro Pflanze]	FG Gesamt-pflanze [g]	0,232	0,482	0,0270	*	0,839	0,916	<0,0001	***	0,310	0,557	0,0480	*	0,824	0,908	<0,0001	***
Gesamt-PA-Gehalt [mg pro Pflanze]	FG Wurzel [g]	0,317	0,563	0,0079	**	0,812	0,901	<0,0001	***	0,364	0,603	0,0290	*	0,714	0,845	<0,0001	***
Gesamt-PA-Gehalt [mg pro Pflanze]	FG Blätter [g]	0,191	0,437	0,0475	*	0,785	0,886	<0,0001	***	0,221	0,470	0,1054	n.s.	0,787	0,887	<0,0001	***
Gesamt-PA-Konzentration [mg/g TG]	FG Gesamt-pflanze [g]	0,053	-0,229	0,3173	n.s.	0,196	-0,443	0,0506	n.s.	0,043	0,206	0,4988	n.s.	0,004	0,060	0,7865	n.s.
Gesamt-PA-Konzentration [mg/g TG]	FG Wurzel [g]	0,000	0,020	0,9322	n.s.	0,113	-0,336	0,1480	n.s.	0,129	0,360	0,2274	n.s.	0,002	0,044	0,8406	n.s.
Gesamt-PA-Konzentration [mg/g TG]	FG Blätter [g]	0,063	-0,252	0,2711	n.s.	0,209	-0,457	0,0426	*	0,002	0,041	0,8944	n.s.	0,004	0,062	0,7784	n.s.

Tab. 35: Korrelationen zwischen PA- Gehalt bzw. PA-Konzentration der gesamten Pflanze und der Biomasse bei Rosettenpflanzen.

Das Vorzeichen von r gibt die Richtung des Zusammenhanges an (Erläuterungen im Kap. 2.6.4). TG = Trockengewicht, FG= Frischgewicht. Signifikanzen sind für $\alpha = 0,05$ angegeben. Signifikanzen der Korrelationen: n.s. = nicht signifikant, * = schwach signifikant, ** = stark signifikant, *** = sehr stark signifikant.

3.7.5.2 Zusammenhang der Gesamt-PA-Konzentration und der PA-Diversifizierung

Zur Untersuchung des Zusammenhanges zwischen den Gesamt-PA-Konzentrationen der Pflanzen und der Diversifizierung in die verschiedenen PAs wurden Korrelationsanalysen zwischen den Gesamt-PA-Konzentrationen der einzelnen Pflanzen und ihren Hauptalkaloide erstellt (Tab. 36). Aus der Tabelle kann man am Korrelationskoeffizienten r ersehen, in welche Richtung sich das PA-Muster bei den

untersuchtes Wertepaar		Klon															
		3 (n=21)				10 (n=20)				16 (n=13)				19 (n=21)			
		r^2	r	p	Sign.	r^2	r	p	Sign.	r^2	r	p	Sign.	r^2	r	p	Sign.
PA-Konz.	Senecionin	0,030	-0,172	0,4559	n.s.	0,099	-0,314	0,1775	n.s.	0,022	0,149	0,6270	n.s.	0,050	-0,224	0,3034	n.s.
PA-Konz.	Seneciophyllin	0,402	0,634	0,0020	**	0,131	0,362	0,1163	n.s.	0,669	0,818	0,0006	***	0,034	0,184	0,4012	n.s.
PA-Konz.	Integerrimin	0,018	0,133	0,5666	n.s.	0,136	-0,369	0,1095	n.s.	<0,001	0,001	0,9987	n.s.	0,004	-0,063	0,7744	n.s.
PA-Konz.	Jacobin	0,008	-0,092	0,6961	n.s.	0,001	-0,027	0,9090	n.s.	0,297	-0,545	0,0543	n.s.	0,240	0,490	0,0177	*
PA-Konz.	Jacolin	0,069	-0,263	0,2491	n.s.	0,002	0,042	0,8612	n.s.	0,217	-0,466	0,1071	n.s.	0,028	-0,166	0,4487	n.s.
PA-Konz.	Erucifolin	0,189	-0,435	0,0488	*	0,020	0,142	0,5500	n.s.	0,147	-0,384	0,1948	n.s.	0,000	-0,010	0,9652	n.s.
PA-Konz.	Otosenin	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	0,172	-0,415	0,0493	*
PA-Konz.	Eruciflorin	0,064	-0,252	0,2698	n.s.	0,284	-0,533	0,0155	*	x	x	x	x	<0,001	0,003	0,9885	x

Tab. 36: Korrelation der Gesamt-PA-Konzentration und den relativen PA- Gehalten der Hauptalkaloide.

Es wurden die Werte für die gesamten Pflanzen verwendet. PA-Konz.= Gesamt-PA-Konzentration der gesamten Pflanzen (mg/g TG). Signifikanzen der Korrelationen: n.s. = nicht signifikant, * = schwach signifikant, ** = stark signifikant, *** = sehr stark signifikant

verschiedenen Klonen verändert, wenn die Synthese des Primäralkaloids Senecionin-N-Oxid in den Wurzeln quantitativ schwankt. Die Tabelle zeigt, daß eine (quantitativ) veränderte PA- Synthese in den Wurzeln prinzipiell zu einer Veränderung in dem PA- Muster der Pflanzen führen kann. Bei vielen Unterschieden zwischen den Klonen bestehen auch Gemeinsamkeiten: bei allen Klonen ist die Beziehung der PA-Gesamtkonzentration und des Seneciophyllin-Anteils positiv. Das bedeutet, daß eine höhere PA-Konzentration immer auch verbunden ist mit einer Erhöhung des Seneciophyllin-Anteils, und umgekehrt. Bei den meisten Klonen (außer bei Klon 10) ist die Beziehung der PA-Gesamtkonzentration und dem Erucifolin- Anteil negativ: ein höherer PA-Gesamtgehalt liegt zusammen mit einem niedrigeren Erucifolin- Anteil vor, ein niedriger PA- Gehalt zusammen mit einem erhöhten Erucifolin- Anteil vor.

3.7.5.3 Zusammenhänge zwischen einzelnen PAs

Im Folgenden wird tabellarisch (Tab. 37) dargestellt, inwiefern einzelne PAs in ihren relativen Anteilen voneinander abhängen oder sich gegenseitig (positiv oder negativ) in ihren Anteilen beeinflussen. Dabei wird jeweils die Beziehung zweier PAs zueinander betrachtet. Die einzelnen Beziehungen der Reaktionen zueinander und die möglichen Schlußfolgerungen auf die Diversifizierungsprozesse der PAs werden ausführlich in der Diskussion besprochen.

untersuchtes Wertepaar (relativer PA-Gehalt [%])		Klon																			
PA-x	PA-y	3 (n=21)				10 (n=20)				16 (n=13)				19 (n=23)				10 in vitro (n=15)			
		r ²	r	p	sig	r ²	r	p	sig	r ²	r	p	sig	r ²	r	p	sig	r ²	r	p	sig
Senecionin	Seneciphyllin	0,147	0,384	0,0853	n.s.	0,032	-0,179	0,4510	n.s.	0,126	0,355	0,2334	n.s.	0,018	0,136	0,5354	n.s.	0,241	0,491	0,0633	n.s.
Senecionin	Integerrimin	0,506	0,711	0,0003	***	0,110	0,332	0,1529	n.s.	0,696	0,834	0,0004	***	0,368	0,607	0,0021	**	0,328	0,573	0,0256	*
Senecionin	Jacolin	0,004	-0,061	0,7939	n.s.	0,073	-0,271	0,2474	n.s.	0,155	-0,394	0,1832	n.s.	0,000	0,001	0,9982	n.s.	0,638	-0,799	0,0003	***
Senecionin	Riddelliin	0,024	-0,155	0,5013	n.s.	0,276	-0,525	0,0174	*	0,573	-0,757	0,0027	**	x	x	x		x	x	x	
Senecionin	Senkirkin	x	x	x		x	x	x		x	x	x		0,316	0,562	0,0052	**	x	x	x	
Senecionin	Jacolin	0,118	0,343	0,1278	n.s.	0,052	-0,227	0,3356	n.s.	0,300	-0,548	0,0524	n.s.	0,004	-0,066	0,7663	n.s.	0,757	-0,870	<0,0000	***
Senecionin	Ac-Seneciphyllin	x	x	x		0,003	-0,053	0,8239	n.s.	0,004	0,066	0,8310	n.s.	x	x	x		0,000	0,004	0,9890	n.s.
Senecionin	Jacozin	0,137	-0,370	0,0984	n.s.	x	x	x		x	x	x		0,000	-0,004	0,9842	n.s.	x	x	x	
Senecionin	Retrorsin	x	x	x		x	x	x		0,046	-0,216	0,3994	n.s.	x	x	x		x	x	x	
Senecionin	Erucifolin	0,217	-0,466	0,0332	*	0,132	-0,364	0,1145	n.s.	0,088	-0,297	0,3236	n.s.	0,608	-0,780	<0,0001	***	0,316	-0,562	0,0291	*
Senecionin	Usaramin	x	x	x		x	x	x		0,318	-0,564	0,0446	*	x	x	x		x	x	x	
Senecionin	Otosenin	x	x	x		x	x	x		x	x	x		0,001	0,035	0,8741	n.s.	x	x	x	
Senecionin	Eruciflorin	0,086	-0,294	0,1951	n.s.	0,037	-0,193	0,4159	n.s.	x	x	x		0,001	-0,024	0,9121	n.s.	x	x	x	
Seneciphyllin	Integerrimin	0,428	0,654	0,0013	**	0,246	0,496	0,0262	*	0,127	0,357	0,2315	n.s.	0,173	0,416	0,0486	*	0,366	0,605	0,0168	*
Seneciphyllin	Jacolin	0,044	-0,209	0,3634	n.s.	0,000	-0,006	0,9785	n.s.	0,530	-0,728	0,0047	*	0,003	-0,051	0,8172	n.s.	0,785	-0,886	<0,0001	***
Seneciphyllin	Riddelliin	0,023	0,153	0,5079	n.s.	0,012	0,109	0,6467	n.s.	0,048	-0,220	0,4712	n.s.	x	x	x		x	x	x	
Seneciphyllin	Senkirkin	x	x	x		x	x	x		x	x	x		0,022	0,147	0,5046	n.s.	x	x	x	
Seneciphyllin	Jacolin	0,013	0,112	0,6291	n.s.	0,095	0,309	0,1852	n.s.	0,335	-0,579	0,0380	*	0,015	-0,123	0,5763	n.s.	0,424	-0,651	0,0086	**
Seneciphyllin	Ac-Seneciphyllin	x	x	x		0,265	0,514	0,0203	*	0,153	0,391	0,1864	n.s.	x	x	x		0,102	0,319	0,2465	n.s.
Seneciphyllin	Jacozin	0,032	-0,178	0,4412	n.s.	x	x	x		x	x	x		0,056	0,237	0,2768	n.s.	x	x	x	
Seneciphyllin	Retrorsin	x	x	x		x	x	x		0,131	0,362	0,2238	n.s.	x	x	x		x	x	x	
Seneciphyllin	Erucifolin	0,635	-0,797	<0,0001	***	0,382	-0,618	0,0037	**	0,343	-0,586	0,0355	*	0,240	-0,490	0,0177	*	0,045	0,212	0,4488	n.s.
Seneciphyllin	Usaramin	x	x	x		x	x	x		0,013	0,115	0,7082	n.s.	x	x	x		x	x	x	
Seneciphyllin	Otosenin	x	x	x		x	x	x		x	x	x		0,009	0,095	0,6673	n.s.	x	x	x	
Seneciphyllin	Eruciflorin	0,283	-0,532	0,0130	*	0,123	-0,351	0,1296	n.s.	x	x	x		0,033	-0,183	0,4033	n.s.	x	x	x	
Integerrimin	Jacolin	0,000	-0,007	0,9775	n.s.	0,007	-0,083	0,7267	n.s.	0,173	-0,416	0,1569	n.s.	0,002	-0,043	0,8456	n.s.	0,456	-0,675	0,0058	**
Integerrimin	Riddelliin	0,015	0,123	0,5949	n.s.	0,003	0,057	0,8106	n.s.	0,326	-0,571	0,0414	*	x	x	x		x	x	x	
Integerrimin	Senkirkin	x	x	x		x	x	x		x	x	x		0,145	0,381	0,0727	n.s.	x	x	x	
Integerrimin	Jacolin	0,303	0,550	0,0097	**	0,077	0,278	0,2358	n.s.	0,377	-0,614	0,0255	*	0,142	0,377	0,0762	n.s.	0,403	-0,635	0,0110	*
Integerrimin	Ac-Seneciphyllin	x	x	x		0,067	0,259	0,2705	n.s.	0,010	0,101	0,7439	n.s.	x	x	x		0,001	-0,027	0,9234	n.s.
Integerrimin	Jacozin	0,073	-0,271	0,2353	n.s.	x	x	x		x	x	x		0,061	-0,246	0,2577	n.s.	x	x	x	
Integerrimin	Retrorsin	x	x	x		x	x	x		0,038	-0,195	0,5236	n.s.	x	x	x		x	x	x	
Integerrimin	Erucifolin	0,486	-0,697	0,0005	***	0,450	-0,671	0,0012	**	0,027	-0,165	0,5907	n.s.	0,493	-0,702	0,0002	***	0,005	-0,069	0,8060	n.s.
Integerrimin	Usaramin	x	x	x		x	x	x		0,391	-0,625	0,0224	*	x	x	x		x	x	x	
Integerrimin	Otosenin	x	x	x		x	x	x		x	x	x		0,024	0,156	0,4763	n.s.	x	x	x	
Integerrimin	Eruciflorin	0,311	-0,558	0,0085	**	0,048	-0,219	0,3528	n.s.	x	x	x		0,047	-0,217	0,3200	n.s.	x	x	x	
Jacolin	Riddelliin	0,053	-0,230	0,3164	n.s.	0,122	-0,350	0,1304	n.s.	0,002	0,048	0,8775	n.s.	x	x	x		x	x	x	
Jacolin	Senkirkin	x	x	x		x	x	x		x	x	x		0,008	-0,088	0,6904	n.s.	x	x	x	
Jacolin	Jacolin	0,125	0,353	0,1168	n.s.	0,323	0,568	0,0090	**	0,585	0,765	0,0023	**	0,023	-0,152	0,4878	n.s.	0,630	0,794	0,0004	***
Jacolin	Ac-Seneciphyllin	x	x	x		0,003	-0,053	0,8231	n.s.	0,090	-0,300	0,3189	n.s.	x	x	x		0,108	-0,328	0,2323	n.s.
Jacolin	Jacozin	0,524	0,724	0,0002	***	x	x	x		x	x	x		0,286	0,535	0,0086	**	x	x	x	
Jacolin	Retrorsin	x	x	x		x	x	x		0,168	-0,410	0,1596	n.s.	x	x	x		x	x	x	
Jacolin	Erucifolin	0,065	-0,255	0,2642	n.s.	0,109	-0,330	0,1559	n.s.	0,007	0,086	0,7805	n.s.	0,091	-0,302	0,1610	n.s.	0,001	0,037	0,8966	n.s.
Jacolin	Usaramin	x	x	x		x	x	x		0,002	-0,045	0,8853	n.s.	x	x	x		x	x	x	
Jacolin	Otosenin	x	x	x		x	x	x		x	x	x		0,321	-0,567	0,0048	**	x	x	x	
Jacolin	Eruciflorin	0,120	-0,347	0,1234	n.s.	0,001	-0,028	0,9073	n.s.	x	x	x		0,013	-0,116	0,5977	n.s.	x	x	x	
Riddelliin	Jacolin	0,014	0,119	0,6085	n.s.	0,082	-0,286	0,2210	n.s.	0,067	0,259	0,3930	n.s.	x	x	x		x	x	x	
Riddelliin	Ac-Seneciphyllin	x	x	x		0,031	0,8970	0,1304	n.s.	0,015	0,123	0,6899	n.s.	x	x	x		x	x	x	
Riddelliin	Jacozin	0,004	-0,060	0,7962	n.s.	x	x	x		x	x	x		x	x	x		x	x	x	
Riddelliin	Retrorsin	x	x	x		x	x	x		0,001	-0,030	0,9232	n.s.	x	x	x		x	x	x	
Riddelliin	Erucifolin	0,003	-0,057	0,8053	n.s.	0,162	0,402	0,0786	n.s.	0,195	0,442	0,1307	n.s.	x	x	x		x	x	x	
Riddelliin	Usaramin	x	x	x		x	x	x		0,058	0,242	0,4261	n.s.	x	x	x		x	x	x	
Riddelliin	Eruciflorin	0,001	-0,033	0,8864	n.s.	0,015	0,124	0,6039	n.s.	x	x	x		x	x	x		x	x	x	
Senkirkin	Jacolin	x	x	x		x	x	x		x	x	x		0,013	-0,114	0,6049	n.s.	x	x	x	
Senkirkin	Jacozin	x	x	x		x	x	x		x	x	x		0,002	-0,043	0,8452	n.s.	x	x	x	
Senkirkin	Erucifolin	x	x	x		x	x	x		x	x	x		0,252	-0,502	0,0145	*	x	x	x	
Senkirkin	Otosenin	x	x	x		x	x	x		x	x	x		0,089	0,298	0,1673	n.s.	x	x	x	
Senkirkin	Eruciflorin	x	x	x		x	x	x		x	x	x		0,070	-0,264	0,2229	n.s.	x	x	x	
Jacolin	Ac-Seneciphyllin	x	x	x		0,106	0,326	0,1613	n.s.	0,005	-0,072	0,8165	n.s.	x	x	x		0,006	-0,079	0,7792	n.s.
Jacolin	Jacozin	0,002	0,040	0,8643	n.s.	x	x	x		x	x	x		0,096	-0,310	0,1503	n.s.	x	x	x	
Jacolin	Retrorsin	x	x	x		x	x	x		0,012	-0,109	0,7240	n.s.	x	x	x		x	x	x	
Jacolin	Erucifolin	0,103	-0,321	0,1556	n.s.	0,220	-0,469	0,0370	*	0,030	-0,173	0,5726	n.s.	0,002	-0,047	0,8314	n.s.	0,227	0,476	0,0732	n.s.
Jacolin	Usaramin	x	x	x		x	x	x		0,114	0,338	0,2595	n.s.	x	x	x		x	x	x	
Jacolin	Otosenin	x	x	x		x	x	x		x	x	x		0,037	0,193	0,3775	n.s.	x	x	x	
Jacolin	Eruciflorin	0,236	-0,486	0,0255	*	0,018	-0,133	0,5764	n.s.	x	x	x		0,105	-0,324	0,1309	n.s.	x	x	x	
Ac-Seneciphyllin	Retrorsin	x	x	x		x	x	x		0,182	0,427	0,1460	n.s.	x	x	x		x	x	x	
Ac-Seneciphyllin	Erucifolin	x	x	x		0,158	-0,397	0,0827	n.s.	0,141	-0,376	0,2052	n.s.	x	x	x		0,159	0,399	0,1408	n.s.
Ac-Seneciphyllin	Usaramin	x	x	x		0,000	-0,004	0,9856	n.s.	0,058	0,241	0,4285	n.s.	x	x	x		x	x	x	
Ac-Seneciphyllin	Eruciflorin	x	x	x		0,044	-0,209	0,3774	n.s.	x	x	x		x	x	x		x	x	x	
Jacozin	Erucifolin	0,065	-0,255	0,2640	n.s.	x	x	x		x	x	x		0,094	-0,306	0,1563	n.s.	x	x	x	
Jacozin	Otosenin	x	x	x		x	x	x		x	x	x		0,114	-0,338	0,1141	n.s.	x	x	x	
Jacozin	Eruciflorin	0,004	0,067	0,7725	n.s.	x	x	x		x	x	x		0,045	0,213	0,3297	n.s.	x	x	x	
Retrorsin	Erucifolin	x	x	x		x	x	x		0,090	-0,299	0,3206	n.s.	x	x	x		x			

3.7.5.4 Bestimmung der Heritabilität (h^2) der PA-Konzentration

Die Heritabilität (=der Erblichkeitsgrad) h^2 eines Merkmals ist der Anteil der phänotypischen Variabilität eines Merkmales, der auf genetische Variation beruht. In dieser Arbeit wird die *Heritabilität im weiteren Sinne* (broad sense heritability) bestimmt (SMITH 1992, SILVERTOWN UND DOUST 1993, FALCONER UND MACKAY 1996). Die Bestimmung der Heritabilität wurde nach SOKAL UND ROHLF (1995) durchgeführt und ist im Methodenteil (Kap. 2.6.9) beschrieben.

Für die Berechnung wurden die PA- Konzentrationen der 4 Klone (Rosettenpflanzen) am Standort FS im 2. Jahr verwendet. In der Berechnung werden die Schwankungen innerhalb der Klone (die nur nichtgenetische Ursachen haben können) mit den Schwankungen zwischen den Klonen (die auf den genetischen Unterschieden zwischen den Klonen und auf zusätzliche nichtgenetische Ursachen beruhen) verrechnet.

Es wurde für die PA-Konzentration der Rosettenpflanzen ein h^2 -Wert von 0,6055 festgestellt. Dieser Wert bedeutet, daß unter den gegebenen Versuchsbedingungen bei Betrachtung aller Pflanzen der 4 Klone 60,6% der totalen phenotypischen Variation (d.h. den Unterschieden in den PA- Konzentrationen) durch genetische Variation (d.h. den genetischen Unterschieden zwischen den Pflanzen) verursacht wird, und 39,4 % durch andere Ursachen, z.B. durch zufällige Unterschiede wie z. B. in der individuellen Entwicklung oder durch unterschiedliche Bedingungen des Standortes.

Zusammenfassung des Kapitels 3.7.5:

Der Gesamt- PA- Gehalt ist deutlich mit der Biomasse der Pflanzen korreliert. Die PA- Konzentration ist hingegen meistens nicht mit der Biomasse der Pflanzen korreliert. Die Korrelations- Ergebnisse der PA-Konzentration und der relativen PA- Gehalte weisen darauf hin, daß Veränderungen in der PA- Synthese in der Wurzel möglicherweise zu Verschiebungen in den relativen PA- Anteilen und somit zu Veränderungen des gesamten PA- Musters der Pflanzen führen können. Die Untersuchung der Korrelationen der einzelnen PAs zueinander bietet die Möglichkeit, Abhängigkeiten der PAs zueinander und damit mögliche Reaktionswege zu erkennen. Im Diskussionsteil werden diese Reaktionswege ausführlich diskutiert. Die interklonale Variabilität in den PA- Konzentrationen ist nach den hier durchgeführten Berechnungen zu 61% genetisch bedingt und zu 39% auf andere Ursachen zurückzuführen.

4 Diskussion

Ziel der Arbeit war es, die genetischen und modifikativen Einflußfaktoren auf die PA-Synthese, die PA-Diversifizierung und die Variabilität bei *S. jacobaea* näher zu untersuchen. Wenn man die Ergebnisse in der Gesamtheit betrachtet, stellt sich die Biosynthese der PAs als ein sehr variables System dar, das sowohl durch modifikative äußere und innere Faktoren als auch durch genetisch bedingte Faktoren beeinflusst wird.

Während die Synthese der PA- Grundstruktur Senecionin-N-Oxid in den Wurzeln stattfindet und dort Variabilität lediglich in einer unterschiedlich starken PA- Synthese bestehen kann, stellt die PA -Diversifizierung im Sproß ein äußerst komplexes und variables System dar, in dem eine Vielzahl von Faktoren zusammenwirken. Dabei spielt die Menge der von der Wurzel gebildeten PAs ebenso eine Rolle wie die gewebespezifischen Speicherungs,- Transport- und Transformationsprozesse in der Pflanze. Die aus diesen Prozessen resultierenden PA- Muster der Pflanzen unterliegen dem Selektionsdruck der Herbivoren. Abb. 83 stellt schematisch die verschiedenen Aspekte der PA- Synthese dar.

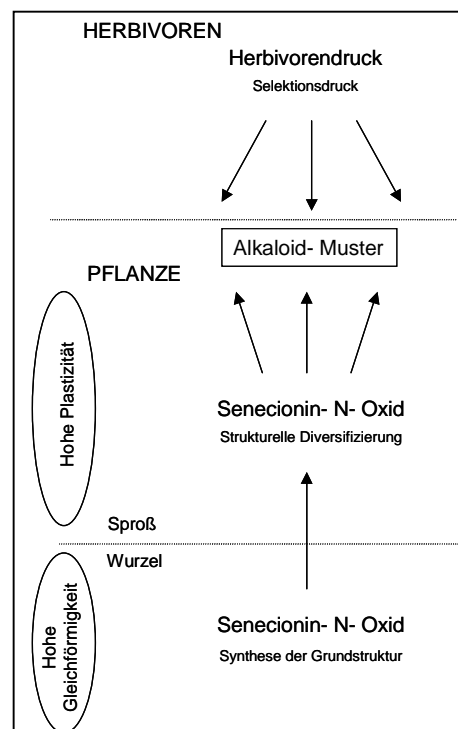


Abb. 83: Schematische Darstellung der Eigenschaften der PA- Synthese.

(nach HARTMANN UND DIERICH 1998).

In den folgenden Kapiteln werden die verschiedenen in dieser Arbeit untersuchten Faktoren der PA- Variabilität näher diskutiert.

4.1 Organspezifische und gewebespezifische Unterschiede

Zwischen den verschiedenen Pflanzenorganen Wurzel, Blätter, Sproßachse und Blütenköpfchen bestehen deutliche Unterschiede in den PA-Konzentrationen und den PA-Mustern (Kap. 3.7). Die PA-Konzentrationen der Wurzeln und der Blätter waren bei den Rosettenpflanzen nicht sehr unterschiedlich, bei den blühenden

Pflanzen unterschieden sich die einzelnen Organe stärker. Die Organe mit der höchsten PA-Konzentration waren hier die Wurzeln und die Blütenköpfchen.

Die PA-Muster der Wurzeln und Blätter waren bei den Rosettenpflanzen sehr verschieden. In den Blättern der Rosettenpflanzen herrschten Jacobin (PA 7) und Erucifolin (PA 18), in den Wurzeln Senecionin (PA 2) und Seneciphyllin (PA 3) vor. Bei den blühenden Pflanzen waren die PA- Muster der Sproßachsen und der Blütenköpfchen ähnlich und deutlich zu unterscheiden von den PA- Mustern der Blätter und Wurzeln. In den Blättern und den Sproßachsen überwogen Jacobin (PA7) und Erucifolin (PA 18), in den Wurzeln Senecionin (PA 2), Seneciphyllin (PA 3) und Jacobin (PA 7) und in den Blütenköpfchen Seneciphyllin (PA 3), Jacobin (PA7) und Erucifolin (PA 18). Die PA-Vielfalt war von allen Organen in den Blättern am geringsten. Die organspezifischen Unterschiede zwischen den PA- Konzentrationen und den PA- Mustern der verschiedenen Organe weisen darauf hin, daß die Synthese-, Transport- und Speicherungsprozesse der PAs in den Geweben geregelt ablaufen und vermutlich genetisch kontrolliert sind.

Die Blütenköpfchen und Blätter von verschiedenen Sprossen der selben Pflanze waren in ihren PA- Konzentrationen und PA- Mustern sehr ähnlich (Kap. 3.2.4), was ebenfalls darauf hinweist, daß die Vorgänge der PA- Synthese, der PA-Diversifizierung, des PA- Transportes und der PA- Speicherung in der Pflanze und den einzelnen Organen geregelt ablaufen.

Hinsichtlich der relativen quantitativen Verteilung der PAs auf die einzelnen Organe wurden an den 4 Klonen des Freilandversuches recht deutliche Unterschiede festgestellt (Kap. 3.7.4). Bei den Rosettenpflanzen waren sich die Klone 3 und 19 in der Verteilung sehr ähnlich, sie hatten jeweils etwa die Hälfte der gesamten PAs in den Wurzeln und in den Blättern. Klon 10 hatte 42% der PAs in den Blättern, Klon 16 hatte mit einem Drittel der PAs den geringsten PA- Anteil in den Blättern. Von den blühenden Pflanzen hatte Klon 3 den größten Anteil der PAs in den Blütenköpfchen (53%), wogegen Klon 10 mit 39% und Klon 19 mit 50% die meisten PAs in den Wurzeln hatte. Da die Klone unter den gleichen Bedingungen am selben Standort aufwuchsen, müssten die festgestellten Unterschiede in der Verteilung größtenteils genetisch bedingt sein.

Wie hoch der Anteil der PAs einer Pflanze in den einzelnen Organen ist, hängt dabei entscheidend von dem Entwicklungszustand des einzelnen Individuums ab. Pflanzen, die nicht so viele Blütenköpfchen entwickelt haben, haben zwangsläufig einen höheren PA-Anteil in den anderen Organen. Die unterschiedliche quantitative Verteilung der PAs auf die einzelnen Organe könnte aber auch auf unterschiedliche Strategien hinweisen: die einzelnen Klone könnten an verschiedene Herbivoren angepasst sein, die unterschiedliche Organe befallen. Die Pflanzen gehen mit den vorhandenen PAs ökonomisch um, wenn sie die PAs in die Bereiche hinein verlagern, wo sie für die pflanzliche Abwehr gebraucht werden. Entscheidend für die Abwehr ist die PA- Konzentration in den Geweben.

Bei Klon 3 waren die Blütenköpfchen die Organe mit der höchsten PA-Konzentration, dieser Klon ist am besten gegen (unspezialisierte) blütenfressende Herbivoren geschützt. Die Klone 10, 16 und 19 sind mit der höchsten Konzentration in den Blütenköpfchen und den Wurzeln gut gegen unspezialisierte blüten- und wurzelfressende Herbivoren geschützt, bei Klon 19 waren durch die höchsten PA-Konzentrationen die Wurzeln, Blütenköpfchen und die Blätter am besten geschützt.

Wurzeln

Die PA-Konzentration war in den verschiedenen Wurzelbereichen unterschiedlich, wobei sich die PA-Konzentration nicht linear zum Wurzeldurchmesser bzw. Wurzelalter verhielt (Kap. 3.2.1). Bei den PA-Mustern war dagegen eine deutlichere Tendenz zu erkennen: je größer der Wurzeldurchmesser und somit je älter das entsprechende Wurzelstück war, desto stärker war die PA-Diversifizierung. Der relative Gehalt an Senecionin-N-Oxid war in den jüngsten Wurzelbereichen am größten. Es konnte also auch innerhalb der Wurzeln gewebespezifische Unterschiede festgestellt werden. Da der Versuch aber nur ein Mal durchgeführt wurde, sollte dieses Ergebnis nur einen ersten Eindruck vermitteln.

Sproßachse

In den epidermalen und subepidermalen Stengelgeweben waren zwischen 63% bis fast 90% der gesamten Stengel-PAs gespeichert (Kap. 3.2.2). Die Verlagerung der PAs in die peripheren Bereiche könnte eine ökonomische Strategie der Pflanzen sein, die PAs in hohen Konzentrationen in die Bereiche des Sprosses zu verlagern, in denen die Pflanze der Herbivorie ausgesetzt sind. Von HARTMANN ET AL. (1989) wurden bei *S. vulgaris* und *S. vernalis* ähnliche Feststellungen zur PA-Verteilung gemacht, hier wurden etwa 90% der Sproßachsen-PAs in den epidermalen Gewebebereichen gefunden.

Blütenköpfchen

66% der Blütenköpfchen-PAs befanden sich in den Röhrenblüten, 28% im Blütenboden und 6% in den Zungenblüten (Abb. 29). Innerhalb der Röhrenblüten befanden sich 67% in der Kronröhre und 33% in den Fruchtknoten, bei den Zungenblüten 50% der PAs in der Kronröhre und 50% in den Fruchtknoten. Es gibt Vergleichswerte für *S. vernalis* von HARTMANN UND ZIMMER (1986): 92% der PAs eines Blütenköpfchens befanden sich dort in den Röhrenblüten, 4 % in den Zungenblüten und 4% in dem Blütenboden. Bei den Röhrenblüten befanden sich 73% der PAs in der Kronröhre und 27% in den Fruchtknoten. Diese Anteile hängen u.a von der Anzahl der einzelnen Organe in den Blütenköpfchen ab, darüber sind für die Untersuchungen an *S. vernalis* jedoch keine Angaben angegeben. Bei *S. vernalis* liegt demnach ein erheblich höherer Anteil der Blütenköpfchen-PAs in den Röhrenblüten als bei *S. jacobaea* vor, wobei die Verteilung innerhalb der Röhren-blüten (Anteile von Kronröhre und Fruchtknoten) für *S. vernalis* und *S. jacobaea* sehr ähnlich ist.

Die PA-Konzentration bei *S. jacobaea* war mit 5,8 mg/g TG im Blütenboden am höchsten und fast doppelt so hoch wie in den Röhrenblüten (3,0 mg/ g TG). Die Zungenblüten stellten die Blütenorgane mit der geringsten PA-Konzentration dar, sie betrug nur 1,2 mg/ g TG. Bei den Röhren – und Zungenblüten war die Konzentration in den Fruchtknoten jeweils höher als in den Kronröhren, wobei der Unterschied bei den Zungenblüten erheblich war (Kronröhren 0,8 mg/g TG, Fruchtknoten 2,9 mg/ g TG).

Während sich die verschiedenen Organe der Blütenköpfchen in ihrer PA-Konzentration deutlich unterschieden, waren die PA-Muster der einzelnen Blütenorgane hingegen weniger unterschiedlich (Abb. 30). Am meisten unterschieden sich die Kronröhren der Zungenblüten von den übrigen Blütenorganen darin, daß sie im Vergleich zu den anderen Organen kein oder nur Spuren von Integerrimin (PA 5), Jaconin (PA 12) und Erucifolin (PA 18) hatten.

4.2 Ontogenese

Blätter

Bei blühenden Pflanzen war die PA-Konzentration der älteren Blätter geringer als die der jüngeren Blätter (Kap. 3.2.4), die ältesten Blätter hatten die geringste PA-Konzentration. Man kann aber nicht sagen, ob die Konzentration im Laufe des Alterungsprozesses durch PA-Verlagerungen abgenommen hatte oder ob diese Blätter von vornherein weniger PAs enthielten. Die verschieden alten Blätter unterschieden sich kaum in den PA-Mustern. Bei den Rosettenpflanzen bestanden nur auf dem feuchten, schattigen Standort signifikante Unterschiede in den PA-Konzentrationen der verschieden alten Blätter (Kap. 3.3.1). Die jüngsten Blätter hatten dort im Schnitt eine 1,5-fach höhere PA-Konzentration als die mittleren und eine 3,6-fach höhere PA-Konzentration als die ältesten Blätter. Eine erhöhte PA-Konzentration in jüngeren Blättern im Vergleich zu älteren Blättern wurde für die Rosettenpflanzen von *S. jacobaea* auch von DE BOER (1999) festgestellt. Die Ursache für die höhere PA-Konzentration in den jüngeren Blättern könnte darin bestehen, daß die jüngeren Blätter besser als die älteren Blätter über das Phloem mit N-haltige Lösungen versorgt werden (PATE 1986). Da auch die PAs über das Phloem transportiert werden (HARTMANN ET al. 1989), wäre auch eine bessere Versorgung mit den N-haltigen PAs denkbar. Die Versorgung über das Phloem verschlechtert sich im weiteren Wachstums- und Alterungsverlauf der Blätter, weshalb die PA-Konzentration der älteren Blattgewebe abnehmen könnte. Eine weitere Ursache für die geringere PA-Konzentration der älteren Blätter könnte aber auch ein aktiver Transport in andere Pflanzenteile sein. Der PA-Transport zwischen verschiedenen Organen ist belegt (HARTMANN UND DIERICH 1998). Eine ökologische Interpretation für die höheren PA-Konzentrationen der jungen Blätter bei *S. jacobaea* gibt DE BOER (1999). Blätter werden demnach entsprechend ihres Wertes für die Pflanze geschützt, wobei die jungen Blätter schützenswerter sind als die älteren, eventuell bereits seneszenten Blätter.

Die PA-Muster von verschieden alten Blättern unterscheiden sich bei den Rosettenpflanzen deutlich (Kap. 3.3.1). Je älter die Blätter werden, desto geringer wird der Anteil an Seneciphyllin (PA 3), Integerrimin (PA 5) und Erucifolin (PA 18), wogegen der Gehalt an Jacobin (PA 7) und Jacolin (PA 10) mit steigendem Blattalter zunimmt. Es gibt daher offenbar Veränderungen der Transport- und/oder Speicherungs- und Transformationsprozesse im älter werdenden Blatt.

Blütenköpfchen

Die Biomasse der unterschiedlichen Entwicklungsstadien der Blütenköpfchen nahm im Laufe der Entwicklung auf etwa das Doppelte zu (Kap. 3.3.2). Der PA- Gehalt pro Blütenköpfchen stieg über die Entwicklungszeit an und fiel mit dem Verlust der Kronröhren deutlich ab (Abb. 39). Der Verlauf der PA-Konzentration war ähnlich. Die Gründe für das Absinken des PA- Gehaltes und der PA-Konzentrationen in älteren Blütenköpfchen können verschieden sein, sie liegen z.T in dem Verlust der Kronröhren der Zungenblüten (ab Stadium 9) und der Kronröhren der Röhrenblüten (Stadium 11). Denkbar ist auch, daß aus den älteren Blütenköpfchen PAs in die jüngeren Blütenköpfchen oder andere Pflanzenteile abtransportiert werden. Eine weitere Möglichkeit ist, daß in älteren Blütenköpfchen Gewebe abstirbt und vertrocknet, wobei die PAs durch Verwesungsprozesse abgebaut werden könnten.

Die PA-Muster der unterschiedlichen Blütenköpfchen-Entwicklungsstadien unterschieden sich hingegen kaum (Abb. 40). Das scheint darauf hinzuweisen, daß in den

Blütenköpfchen die Transformations – und Speicherungsprozesse unabhängig von der morphologischen Entwicklung der Blütenköpfchen relativ konstant bleiben.

Im Laufe der Vegetationsperiode veränderten sich die PA-Konzentrationen und die PA- Muster in den Blütenköpfchen zum Teil deutlich (Kap. 3.3.3). Die klimatischen Unterschiede im Laufe der Vegetationsperiode wirkten sich jedoch nicht eindeutig auf die PA- Konzentrationen und die PA- Muster aus.

4.3 Tageszeitlicher Rhythmik

In den Blättern und den Blütenköpfchen konnten tageszeitliche Schwankungen in den PA-Konzentrationen und den PA-Mustern festgestellt werden (Kap. 3.4). Die Schwankungen in den PA-Konzentrationen der Blätter waren deutlich höher als in den Blütenköpfchen. Quantitativ bedeutsame Verlagerungsprozesse von den Blättern in die Blütenköpfchen können ausgeschlossen werden, da kein Zusammenhang der Konzentrationsveränderungen in den Blütenköpfchen und den Blättern festgestellt werden konnte. Bezüglich der PA-Muster waren die Schwankungen in den Blütenköpfchen jedoch deutlich höher als die Schwankungen in den Blättern.

Der synchrone Verlauf der PA-Veränderungen in den Mustern der 3 untersuchten Pflanzen weist darauf hin, daß die PA-Transformationen und PA-Verlagerungsprozesse nicht ungeregt verlaufen. Die Ursache für diese Gleichförmigkeit kann nicht bestimmt werden, möglicherweise besteht ein (für die verschiedenen Pflanzen gleicher) endogener Rhythmus oder die Pflanzen reagieren gleich auf die jeweiligen klimatischen Bedingungen. Die festgestellten Schwankungen sind nicht ganz regelmäßig im Tagesverlauf. Die Ursache liegt vermutlich darin, daß die Versuche nicht an Tagen mit ständigen Sonnenschein durchgeführt werden konnten. Auch bei *S. vulgaris* und *S. vernalis* wurde ein diurnaler Rhythmus in den PA-Anteilen der Blätter und Blütenköpfchen festgestellt, wobei die Rhythmen nur an sonnigen Tagen reproduzierbar waren (HARTMANN UND ZIMMER 1986, VON BORSTEL 1988).

Die Unterschiede in den PA-Konzentrationen und PA-Mustern der Blätter und Blütenköpfchen im Tagesverlauf sind ein deutlicher Hinweis auf Transportprozesse zwischen den verschiedenen Organen.

4.4 Standorteinfluß

In einem Freilandversuch (Kap. 3.7.2) wurden Rosettenpflanzen von 4 Klonen an 2 unterschiedlichen Standorten ausgepflanzt. Der Standort TS war sonnig, trocken und hatte nährstoffarmen sandigen Boden, der Standort FS war feucht, schattig und hatte nährstoffreicheren humushaltigen Boden. Die Pflanzen des Standortes TS hatten eine signifikant höhere Blattzahl und signifikant höhere Biomasse als am Standort FS (Abb. 70, Abb. 71). Die PA-Konzentration der Pflanzen auf dem Standort TS war höher als die der Pflanzen am Standort FS (Abb. 73). Der Unterschied war für die Klone 3, 10 und 19 signifikant. VAN DER MEIJDEN ET AL. (1985) haben gezeigt, daß eine starke Sonneneinstrahlung eine Ursache für eine erhöhte PA-Konzentration sein kann. Die intraklonale Variabilität der PA-Konzentrationen war für die Klone am Standort FS größer als am Standort TS (Tab. 31). Für die Klone konnten unterschiedliche Umweltempfindlichkeiten festgestellt werden (Abb. 72, Abb. 74). Der Klon mit der geringsten Umweltempfindlichkeit in Bezug auf die Biomassebildung und die PA-Konzentration ist Klon 16. Der Standort hat nur einen geringen Einfluß auf die PA-Muster der Rosettenpflanzen (Abb. 75): an dem trockenen, sonnigen Standort (TS) ist im Vergleich zum feuchten, schattigen Standort (FS) der Anteil an Seneciphyllin (PA 3), Integerrimin (PA 5) und Erucifolin (PA 18) verringert und der Anteil von Jacobin (PA 7) und Eruciflorin (PA 25a) erhöht.

4.5 Zusammenhang von Biomasse und PA-Konzentration

Für die Rosettenpflanzen konnte für die meisten Klone kein eindeutiger Zusammenhang zwischen der Biomasse und der PA-Konzentration festgestellt werden, nur für Klon 10 gab es eine signifikante Korrelation (Kap. 3.7.5.1). Die Ergebnisse der übrigen Klone stimmen mit Untersuchungen an *S. vulgaris* –Wurzelkulturen (HARTMANN ET AL. 1988) überein. An diesen Wurzelkulturen war festgestellt worden, daß trotz Zunahme der Biomasse die PA-Konzentration konstant blieb. Erklärt wurde dieses mit der Kopplung der PA-Biosynthese in den Wurzeln an das Wachstum.

Der Gesamt-PA- Gehalt war, bei Betrachtung der einzelnen Organe, bei allen Klonen mit der Biomasse (FG) der Wurzeln und mit Ausnahme des Klones 19 auch mit dem TG der Wurzeln am besten korreliert. Dieses könnte als ein Hinweis darauf gesehen werden, daß die PA-Synthese in den Wurzeln und nicht im oberirdischen Teil stattfindet.

4.6 Zusammenhang von PA-Konzentration und PA-Diversifizierung

Mit der Untersuchung der Korrelation zwischen der Gesamt-PA-Konzentration und den relativen PA- Gehalten (Kap. 3.7.5.2) sollte festgestellt werden, welche Auswirkung quantitative Unterschiede in der PA- Synthese auf die Ausbildung des PA- Musters haben. Die deutlichste Abhängigkeit der Gesamt-PA-Konzentration bestand zu Seneciphyllin-N-Oxid, die Korrelation war bei allen Klonen positiv und dabei bei 2 der 4 Klone signifikant: Wenn die Gesamt-PA-Konzentration hoch ist, ist der Seneciphyllin-N-Oxid - Anteil auch hoch, und umgekehrt ist die Gesamt-PA-Konzentration niedrig, wenn der Seneciphyllin-N-Oxid - Anteil auch niedrig ist. Diese Ergebnisse legen den Schluß nahe, daß Schwankungen in der PA-Konzentration eine der Ursachen für die intraklonale Variabilität der PA- Muster sein können.

4.7 PA- Diversifizierung

Die Untersuchungen ergaben, neben der Unterstützung der bisher festgestellten oder angenommenen Synthesewege, weitere Aufschlüsse über die möglichen Zusammenhänge bei der PA-Diversifizierung. Senecionin-N-Oxid ist das primäre Produkt der PA-Biosynthese. Für *S. jacobaea* fehlte der Nachweis für die Biosynthese aus Senecionin-N-Oxid noch für folgende PAs: Senecivernin (Strukturisomer von Senecionin), Integerrimin (geometrisches E-Isomer von Senecionin), Usaramin (geometrisches Isomer von Retrorsin), Dihydrojacobin, Jacolin (Chlorolytisches Produkt von Jacobin), Dehydrojaconin, Dihydrojaconin, Jacolin, Acetyljacolin, Riddelliin, Spartioidin (geometrisches E-Isomer von Seneciphyllin). Die 4 verschiedenen *S. jacobaea*-Klone des Freilandversuches (Kap. 3.7) eigneten sich mit ihren intraklonalen Variabilitäten der PA-Muster zur Untersuchung der PA-Diversifizierungsprozesse. Durch Vergleiche der Pflanzen eines Klones konnte festgestellt werden, wie sich quantitative Veränderungen in den Anteilen einzelner PAs zu anderen PAs auf das gesamte PA-Muster auswirken können. Als geeignete Methode hat sich die Korrelationsanalyse der relativen Anteile einzelner PAs zueinander erwiesen. Ein zusammenfassendes Diversifizierungsschema, das auf den Ergebnissen bisher veröffentlichter Arbeiten und den Korrelationsergebnissen der vorliegenden Arbeit (Tab. 37) basiert, ist in Abb. 97 dargestellt. Für einzelne Synthesewege sind bestimmte Korrelationen der einzelnen Produkte zueinander zu erwarten, daher sind Schlußfolgerungen von der Korrelation auf die Art der Synthesewege möglich (Abb. 84): Mehrere dieser Syntheseweg-Typen können miteinander verknüpft sein, so daß sich insgesamt Einschritt-, Zweischritt- und Dreischritt- Reaktionen ergeben.

Reaktionstyp 1: linearer Syntheseweg. Zwischen B und C ist eine *positive Korrelation* zu erwarten, da die zu C umsetzbare Menge durch die Zufuhr von B limitiert ist.

Reaktionstyp 2: verzweigter Syntheseweg. Zwischen C und D ist eine *negative Korrelation* zu erwarten, da die Reaktionen zu C und D um B konkurrieren.

Reaktionstyp 3: vielfach verzweigter Syntheseweg. Zwischen einzelnen Paaren der Reaktionsprodukte B, C, D, E, F und G sind *meist negative Korrelationen* zu erwarten, da die einzelnen Reaktionen um das Substrat A konkurrieren. Da einzelne Reaktionen aber stark vorwiegen können, sind die Beziehungen der einzelnen Reaktionen zueinander komplizierter. So ist denkbar, daß Produkte zweier schwacher Reaktionen zueinander in einem positiven Verhältnis stehen können, weil sie beide gemeinsam in einer starken negativen Korrelation zu dem Produkt einer der Hauptreaktionen stehen.

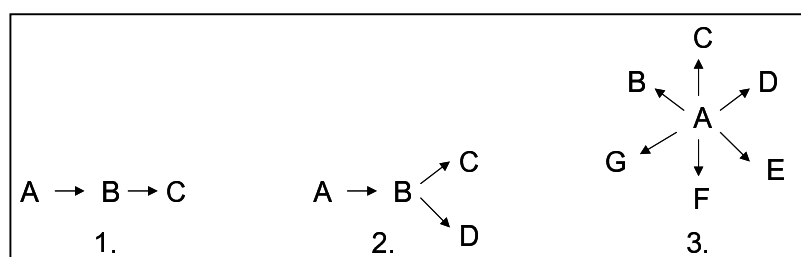


Abb. 84: Synthesewege bei der Diversifizierung der PAs.

Erklärungen siehe Text.

A: Ausgangssubstanz

B-G: Reaktionsprodukte

Für den Fall, daß verschiedene PAs im weiteren Transformationsgeschehen einer gleichen enzymatischen Reaktion unterliegen können, ergeben sich zusätzlich folgende Möglichkeiten für negative und positive Korrelationen (Abb. 85):

Reaktionstyp 4: Konkurrenz um ein Enzym.

Eine *negative Korrelation* kann sich ergeben, wenn zwei verschiedene PAs (A, C) vom gleichen Enzym umgesetzt werden und die Affinität des Enzyms zu den PAs unterschiedlich ist. Die PAs konkurrieren dann um das Enzym, die Produkte B und D sind negativ korreliert.

Reaktionstyp 5: Gleiche Affinität eines Enzyms gegenüber zwei Substraten.

Eine *positive Korrelation* kann sich ergeben, wenn zwei verschiedene PAs (A, C) vom gleichen Enzym umgesetzt werden und die Affinität des Enzyms zu beiden PAs gleich ist. Eine höhere oder niedrigere Aktivität oder Enzymsynthese wirkt sich auf die Umsetzung beider PAs gleich aus, die Produkte B und D sind positiv korreliert.

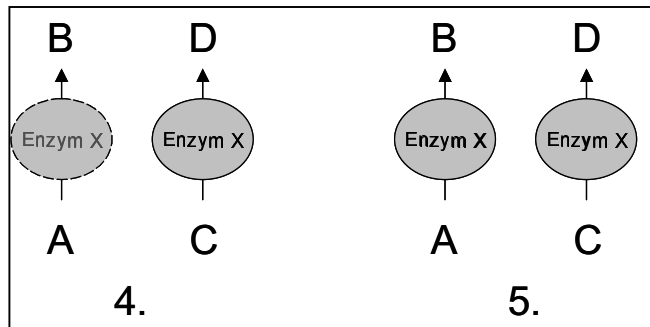
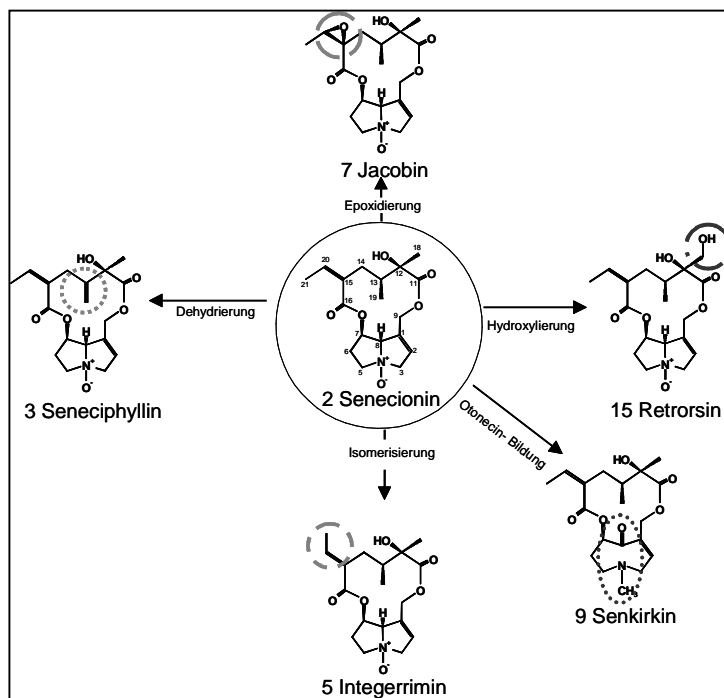


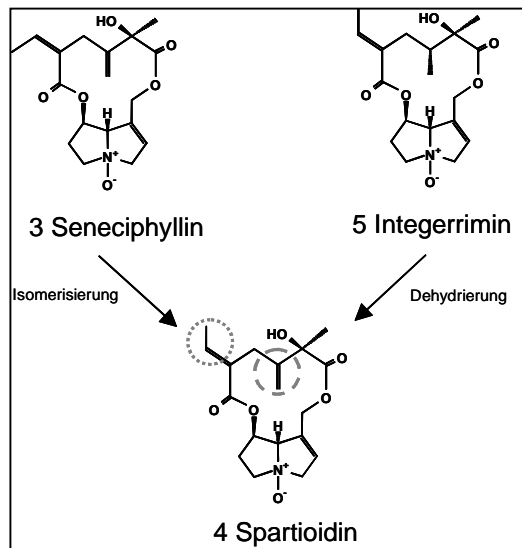
Abb. 85: Mögliche Reaktionen, wenn ein Enzym (X) verschiedene Substrate (A, C) verwendet.

Erklärungen siehe Text.

Die ersten von Senecionin ausgehenden Syntheseschritte:

Die meisten PAs, die aus dem zentralen Senecionin-N-Oxid entstehen, sind paarweise negativ korreliert. Es handelt sich hier um den Reaktionstyp 3 eines vielfach verzweigten Syntheseweges. Dieses ist ein deutlicher Hinweis auf die zentrale Stellung des Senecionins.

Abb. 86: Mögliche Synthesewege der direkt vom Senecionin abzweigenden PAs.

Spartioidin:

Aufgrund der geringen Spartioidingehalte der untersuchten Pflanzen können zu der Biosynthese dieses PAs keine Korrelationen untersucht werden. Prinzipiell ist die Synthese durch eine Dehydrierung von Integerrimin oder durch eine Isomerisierung von Seneciphyllin denkbar. Spartioidin- N- Oxid wurde von VON BORSTEL ET AL. (1989) nur in Seneciphyllin- N- Oxid- reichen Populationen von *S. vulgaris* gefunden, was auf den Syntheseweg über Seneciphyllin- N- Oxid hinweist.

Abb. 87: Mögliche Reaktionswege zum Spartioidin.

Integerrimin:

Senecionin-N-Oxid und Integerrimin-N-Oxid waren bei allen Klonen deutlich positiv korreliert, bei Klon 3, 16 und 19 signifikant. Integerrimin-N-Oxid könnte durch Isomerisierung aus Senecionin-N-Oxid entstehen (Abb. 88). Eine weitere Möglichkeit wäre, daß Integerrimin als Nebenprodukt parallel zur Senecioninbiosynthese entsteht. Dabei würde dann in der PA-Biosynthese eine Necinsäureeinheit eingebaut werden, die an der C-20-Position in der E-isomeren Form vorliegt.

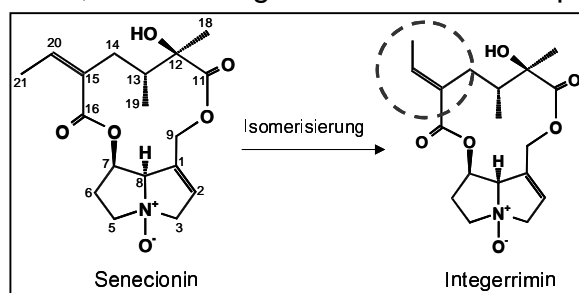
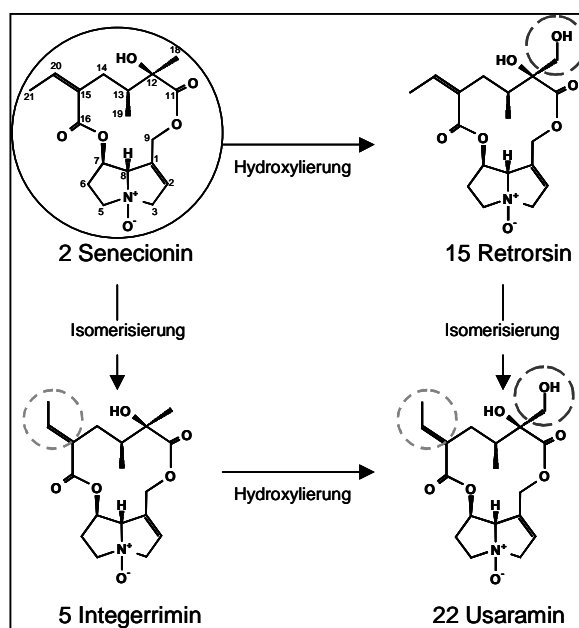


Abb. 88: Möglicher Reaktionsweg zum Integerrimin.

Retrorsin, Usamin und Integerrimin:

Retrorsin und Usamin haben eine hohe positive Korrelation, die sehr stark signifikant ist. Usamin könnte daher durch Isomerisierung aus Retrorsin hervorgehen (Reaktionstyp 1). Integerrimin und Usamin sind mittelstark negativ korreliert, und zwar schwach signifikant. Dieser Syntheseweg erscheint daher auch möglich, er wird von HARTMANN UND DIERICH (1988) angenommen.

Abb. 89: Mögliche Reaktionswege zum Usamin.

Jaconin, Dehydrojaconin und Dihydrojaconin

Jaconin ist wahrscheinlich ein durch Chlorolyse aus Jacobin entstehender Artefakt, der immer im *S. jacobaea*-Jacobin-Chemotyp gefunden wird (WITTE ET AL. 1992). Es konnte experimentell nachgewiesen werden, daß halogenhaltige Lösungsmittel mit Epoxidbindungen der PAs reagieren können und so halogenierte PAs entstehen (RAMSDELL UND BUHLER 1979). Auch die Extraktionsversuche mit HCl in dieser Arbeit (Kap. 3.1.1.1) beweisen klar die artefaktische Bildung von Jaconin durch HCl als Extraktionsmittel. Dehydrojaconin könnte durch Dehydrierung, Dihydrojaconin durch Hydrierung aus Jaconin hervorgehen (Abb. 90). Die Korrelationen dieser PAs konnten aufgrund der geringen PA- Gehalte nicht untersucht werden.

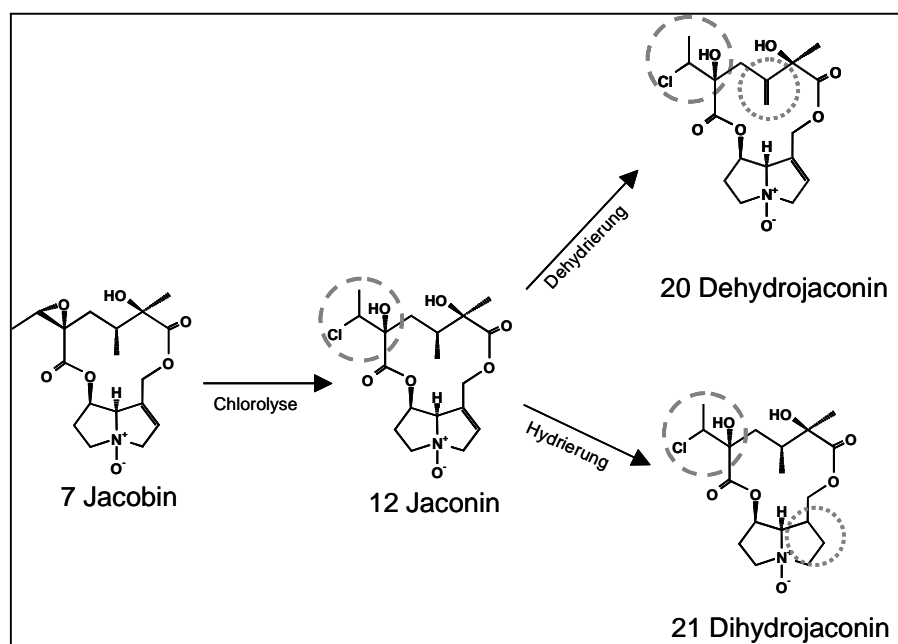


Abb. 90: Biosynthese von Jaconin, Dehydrojaconin und Dihydrojaconin.

Senecivernin:

In HARTMANN UND DIERICH (1998) wird eine Erklärungsmöglichkeit für die Senecivernin-Synthese angegeben. Senecivernin wird demnach höchstwahrscheinlich während der Biosynthese zusammen mit Senecionin als Zwischenprodukt gebildet, und zwar durch eine modifizierte C-C-Verbindung der zwei von Isoleucin stammenden C5-Säuren, die den C-10-Necinsäure-Teil des makrozyklischen Alkaloids bilden.

Senkirkin und Otosenin:

Die Synthese der Otonecin-Alkaloide könnte nach einem von KELLY ET AL. (1989) vorgeschlagenen Mechanismus ablaufen (Abb. 91): Dabei erfolgt nach einer Hydroxylierung am C-8 und der N-Methylierung eines Retronecinesters eine Ketonbildung und Spaltung der C-N-Bindung. Die N-Methylgruppe stammt von S-Adenosylmethionin (HAGEN UND HARTMANN, unveröffentlichte Ergebnisse).

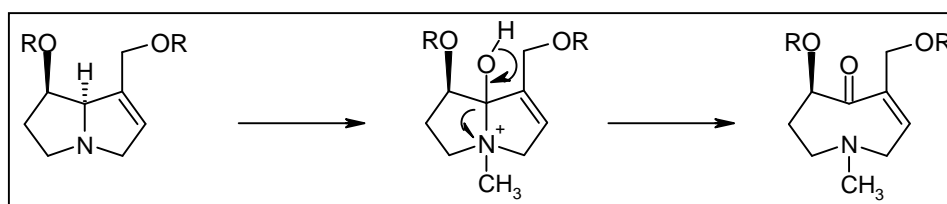


Abb. 91: Möglicher Bildungsweg der Otonecine (NACH KELLY ET AL. 1989).

Die positive Korrelation von Senkirkin und Otosenin könnte bedeuten, daß Otosenin über Senkirkin gebildet wird (Reaktionstyp1) (Abb. 92).

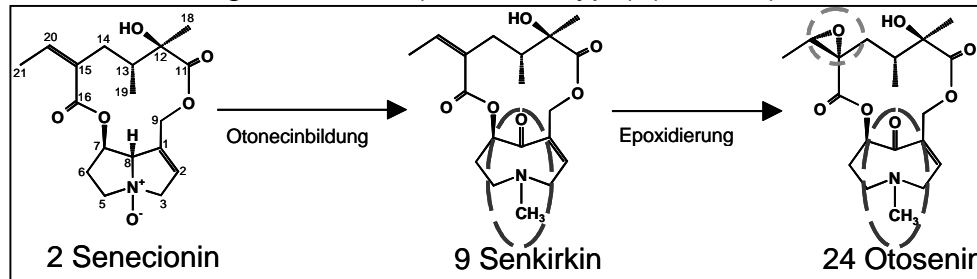


Abb. 92: Möglicher Weg der Biosynthese von Senkirkin und Otosenin.

Seneciphyllin und Acetylsecephyllin:

Die Korrelation zwischen Seneciphyllin und Acetylsecephyllin ist bei allen Klonen positiv, bei Klon 10 signifikant. Hier handelt es sich offensichtlich um den Reaktionstyp 1, Acetylsecephyllin könnte demnach durch Acetylierung aus Seneciphyllin hervorgehen (Abb. 93).

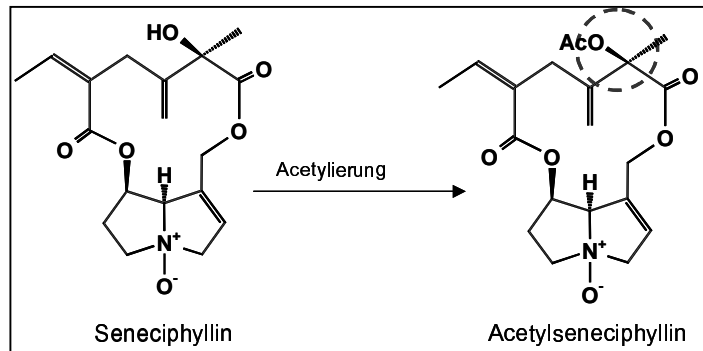


Abb. 93: Möglicher Biosyntheseweg zum Acetylsecephyllin.

Integerrimin und Erucifolin:

Die Korrelation Integerrimin- Erucifolin ist bei allen Klonen negativ, für die Klone 3, 10 und 19 mindestens mit einer starken Signifikanz. Diese Korrelation ist negativ, denn je mehr Integerrimin vorhanden ist, desto weniger Senecionin steht relativ betrachtet für die Bildung von Erucifolin zur Verfügung. Daher scheinen die Reaktionen miteinander zu konkurrieren (Abb. 94). Die Korrelation von Klon 10 in der in-vitro-Kultur ist deshalb wahrscheinlich so gering, weil dieser Klon unter der in-vitro-Bedingung kaum Erucifolin bildet.

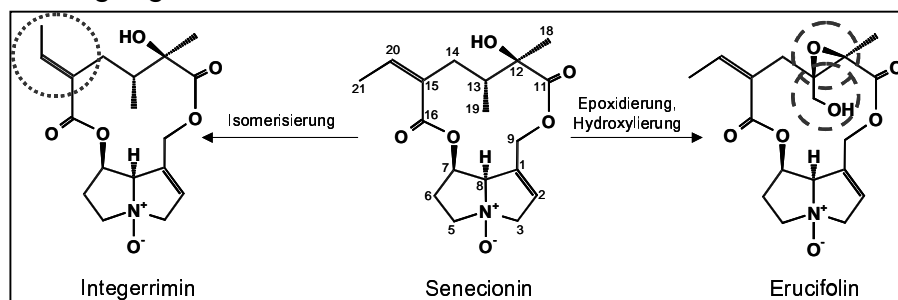


Abb. 94: Mögliche Synthesewege für Integerrimin und Erucifolin.

Jacolin:

Jacobin und Jacolin sind außer bei Klon 19 bei allen Klonen positiv korreliert, bei den meisten Klonen mindestens mit einer starken Signifikanz. Hier liegt ein linearer Syntheseweg des Reaktionstyps 1 vor: Jacobin kann durch Hydrolysierung von Jacobin gebildet werden (Abb. 95).

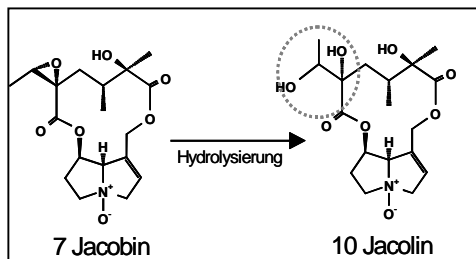


Abb. 95: Mögliche Biosynthese von Jacolin.

Jacozin:

Die Korrelation Jacobin und Jacozin ist bei dem einzigen Klon, an dem die Bestimmung möglich ist (Klon 3), sehr stark signifikant positiv korreliert. Zwischen Seneciophyllin und Jacozin gibt es hingegen eine nur sehr geringe negative Korrelation. Jacozin scheint daher aus der Dehydrierung von Jacobin hervorzugehen (Abb. 96).

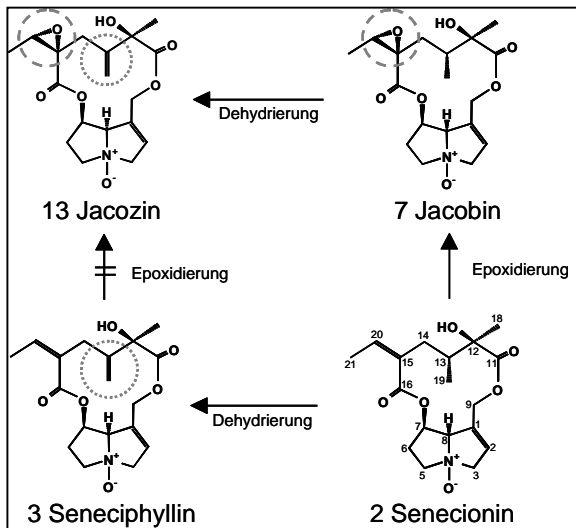


Abb. 96: Möglicher Syntheseweg für Jacozin.

Die Synthese von Jacozin aus Seneciophyllin ist unwahrscheinlich.

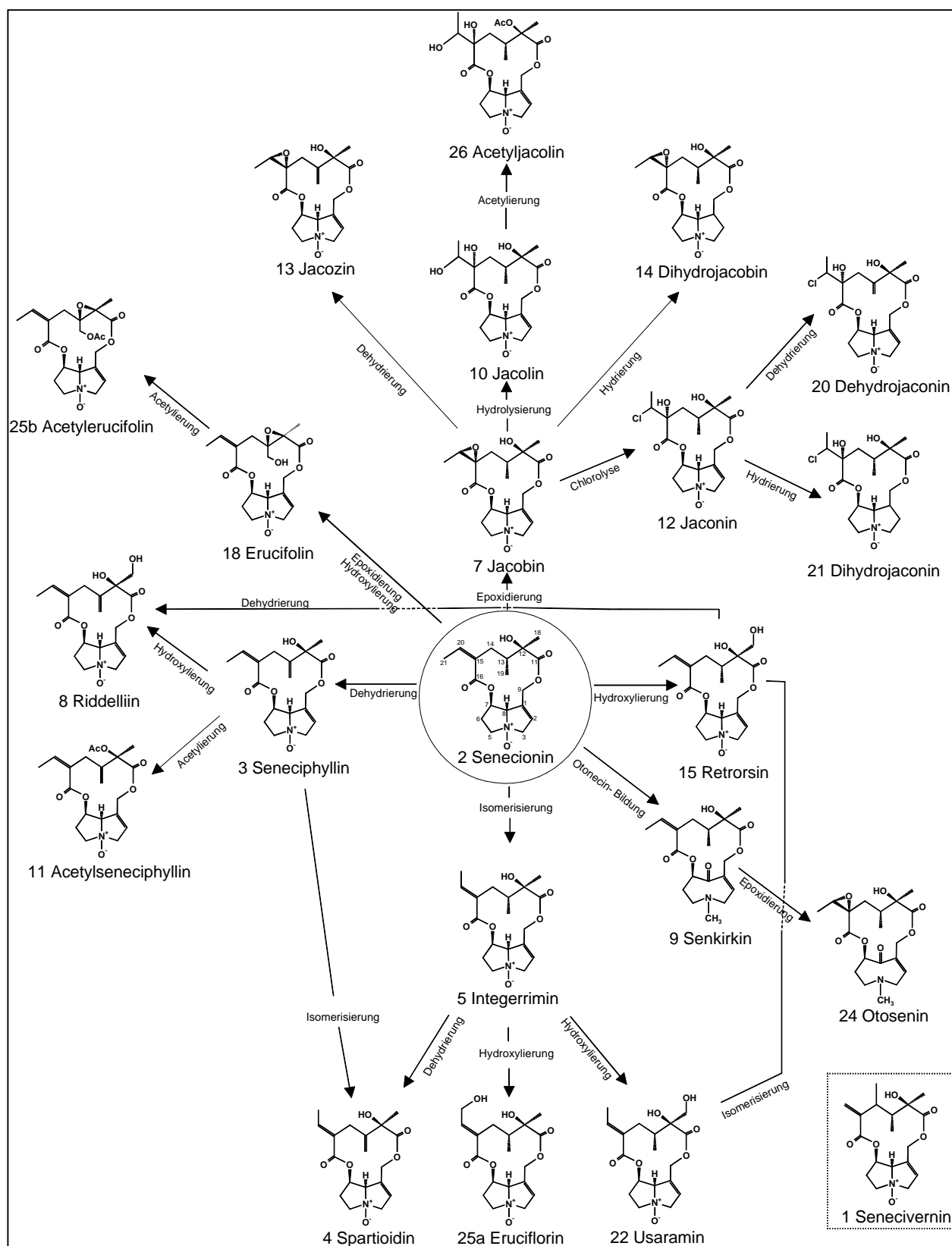


Abb. 97: Zusammenfassung der möglichen Reaktionswege der PA-Diversifizierung.

4.8 Klonale Variabilität

In dem Vorversuch zur klonalen Variabilität (Kap. 3.6) wurde festgestellt, daß die Variabilität der PA-Muster und der PA-Konzentrationen in der F1-Generation deutlich größer ist als in dem Klon, der aus einer der F1-Pflanzen hergestellt wurde. Allerdings sind der Klon und die F1-Pflanzen aufgrund unterschiedlicher Erntezeitpunkt nicht ganz vergleichbar. Die festgestellte intraklonale Variabilität der klonierten Pflanzen kann nicht genetisch bedingt sein, da die Pflanzen genetisch identisch sind. Auch ein Standorteinfluß sollte weitgehend ausgeschlossen werden können, da die Pflanzen unter einheitlichen Bedingungen am selben Standort aufwuchsen.

Eine der Ursachen der größeren Variabilität der F1-Generation gegenüber dem Klon liegt darin, daß die Pflanzen der F1-Generation genetisch variabler sind. Denn die Pflanzen der F1-Generation haben zwar die gleiche Mutterpflanze, sind aber durch Befruchtung von Pollen eventuell verschiedener Väter hervorgegangen. Die mütterlichen Gene unterlagen zudem in der Meiose den Prozessen der variationsfördernden Rekombination. Die F1- Generation spiegelt daher mit ihrer höheren Variabilität eine gewisse genetische Heterogenität wieder, wie man sie bei heterocygoten Pflanzen erwarten kann.

Die intraklonale und interklonale PA- Variabilität wurde in dem umfangreichen Freilandversuch in Meijndel, Niederlande, an 4 Klonen genauer untersucht (Kap. 3.7). Die 4 Klone unterschieden sich deutlich in ihrer Überlebensrate. Die Ausfallrate war für alle Klone an dem Standort TS erheblich größer als am Standort FS. Die Gründe liegen wahrscheinlich in dem höheren Trockenstreß und der stärkeren Störung durch Kaninchen am Standort TS. Der Klon 16 hatte von allen Klonen an beiden Standorten die höchste Ausfallrate, am Standort TS haben von Klon 3, am Standort FS von Klon 19 die meisten Pflanzen überlebt. Hier zeigt sich eine unterschiedlich gute Anpassung der Klone an die Standorte.

Große Unterschiede zwischen den Klonen bestanden auch in dem Anteil der Pflanzen, die im 2. Jahr zur Blüte kamen. Am häufigsten kamen die Pflanzen des Klones 3 zur Blüte (93,8%), Klon 16 blühte am wenigsten mit einem Anteil von 66,7%. Die Pflanzen blühten fast nur am Standort TS, am Standort FS erreichten nur insgesamt 2 Pflanzen das Blütenstadium.

In den morphologischen Merkmalen gab es ebenfalls deutliche klonale Unterschiede. Alle Klone unterschieden sich voneinander im Rosettenstadium signifikant im Rosettendurchmesser und die meisten Klone signifikant in der Blattzahl. Die Unterschiede zwischen den Klonen war bei den blühenden Pflanzen geringer. Die 4 Klone unterschieden sich weder in den morphologischen Merkmalen der Sproßanzahl, der Sproßhöhe, der Blattzahl und der Blütenköpfchenzahl signifikant. Möglicherweise sind die Unterschiede deshalb nicht signifikant, weil die intraklonalen Variabilitäten der einzelnen Merkmale bei den blühenden Pflanzen erheblich höher waren als bei den Rosettenpflanzen.

In der Biomasse unterschieden sich die meisten Klone im Rosettenstadium signifikant voneinander. Klon 16 fiel besonders auf, weil dessen Biomasse etwa nur 1/10 der anderen Klone betrug. Bei den blühenden Pflanzen unterschieden sich die Klone hingegen nicht signifikant, mit der Ausnahme des Klones 16, der auch als blühende Pflanze eine deutlich geringere Biomassen zeigte, aber aufgrund der

geringen Probenzahl statistisch nicht auswertbar war. Die Ursache für die geringere interklonale Variabilität der Klone im blühenden Zustand im Vergleich zu den Rosettenpflanzen kann nicht in einer größeren intraklonalen Variabilität der Biomasse bei den blühenden Pflanzen begründet sein, denn diese war bei den meisten Klonen nicht höher als bei den Rosettenpflanzen. Bei den Rosettenpflanzen und bei den blühenden Pflanzen war die interklonale Variabilität der Biomasse des oberirdischen Pflanzenteils größer als für die Biomasse der Wurzel.

Im Rosettenstadium unterschieden sich einige Klone voneinander in der PA-Konzentration teilweise signifikant, im blühenden Stadium waren die Unterschiede zwischen den Klonen hingegen nie signifikant. Die Klone unterschieden sich dabei deutlich in der intraklonalen Variabilität der PA-Konzentration. So schwankten die Rosettenpflanzen des Klones 19 in der PA-Konzentration mit einer relativen Standardabweichung (cv) von 12,6%, die des Klones 16 um 52,3%. Die blühenden Pflanzen waren etwas weniger variabel, die Pflanzen des Klones 3 schwankten am geringsten mit $cv = 12,6\%$, die des Klones 10 am stärksten mit $cv = 27,9\%$.

Die Klone 3, 10 und 16 waren sich von den PA-Mustern her sehr ähnlich, Klon 19 wich, vor allem wegen des Otonecingehaltes (Senkirkin und Otsenin) von den anderen Klonen ab. Die Unterschiedlichkeit dieses Klones ist ein weiterer Hinweis darauf, daß die PA-Diversifizierung unter einem genetischen Einfluß steht. Die Ursache für die große Ähnlichkeit der übrigen Klone (der geringeren interklonalen Variabilität) könnte darin liegen, daß die Ausgangspflanzen für diese Klone alle aus dem Gebiet bei Meijendel stammten und möglicherweise zufällig genetisch eng verwandt waren.

Die intraklonale Variabilität der PA-Muster war bei den Rosettenpflanzen und bei den blühenden Pflanzen am höchsten für Erucifolin (PA 18), Spartioidin (PA 7), Senecivernin (PA 2) und Seneciphyllin (PA 3). Bei den Rosettenpflanzen war die intraklonale Variabilität der PA-Muster in den Wurzeln am geringsten, bei den blühenden Pflanzen war die intraklonale Variabilität in den Wurzeln und den Blütenköpfchen am geringsten. Die geringere intraklonale Variabilität der PA-Muster in den Wurzeln unterstützt die Erkenntnis, daß die Diversifizierung der PAs vorwiegend oder ausschließlich in den oberirdischen Pflanzenteilen stattfindet (HARTMANN UND DIERICH 1998).

Bei dem Vergleich der Rosettenpflanzen (Abb. 65) und der blühenden Pflanzen (Abb. 67) des gleichen Klones fällt auf, daß die PA-Muster trotz der vollständig unterschiedlichen morphologischen Entwicklung relativ ähnlich waren.

4.9 Variabilität in *S. jacobaea*-Populationen

Die PA-Konzentrationen der Blütenköpfchen von Pflanzen der Population in Hannover (Kap. 3.5.1) unterschieden sich z.T. deutlich voneinander ($cv = 49\%$). Für die untersuchten Populationen in Meijendel (Kap. 3.5.2) kann aufgrund der geringen untersuchten Pflanzenzahl (2 bis 3 Pflanzen pro Population) pro Population keine relative Standardabweichung für die PA-Konzentration angegeben werden. Eine Varianzanalyse (Anova) der PA-Konzentrationen der Pflanzen in Meijendel ergab jedoch, daß die Schwankungen zwischen den einzelnen Pflanzen (bzw. deren Blütenköpfchen) innerhalb der Populationen so groß waren, daß zwischen den Populationen trotz offensichtlicher Unterschiede in den Mittelwerten der PA-Konzentrationen keine signifikanten Unterschiede festgestellt werden konnten.

Die PA-Muster der Pflanzen der Population von Hannover unterschieden sich deutlich. Die Pflanzen unterschieden sich vor allem in den relativen Gehalten von Erucifolin (PA 18), Jacobin (PA 7) und Jaconin (PA 12). Nur bei 2 der 10 Pflanzen war Erucifolin nachweisbar, in diesen Fällen aber in Gehalten von mindestens 25%. Einen weiteren großen Unterschied gab es für Otsenin, das nur bei einer Pflanze in einer quantifizierbaren Menge nachgewiesen werden konnte und bei 3 der 10 Pflanzen überhaupt nicht nachweisbar war. Die Pflanzen mit Erucifolin hatten etwa gleichhohe Erucifolin- und Jacobingehalte, bei den übrigen Pflanzen war Jacobin das Hauptalkaloid.

Auch die einzelnen Pflanzen innerhalb der Populationen in Meijendel variierten deutlich in den PA-Mustern. Dabei fanden sich gleiche PA-Muster in Pflanzen verschiedener Populationen. Bei der Betrachtung des gesamten Untersuchungsgebietes in Meijendel war aufgefallen, daß die Populationen in einigen Teilen des Gebietes in den PA-Mustern homogener als in anderen Gebieten waren. So war das Untersuchungsgebiet II das einzige Gebiet, in dem alle Pflanzen der untersuchten Populationen bezüglich des Vorhandenseins von Erucifolin einheitlich waren.

Über die Ursachen der Variabilität innerhalb der verschiedenen Populationen in Meijendel kann keine konkrete Aussage gemacht werden. Standorteffekte sind als Ursache für die Variabilitäten innerhalb der Populationen aber größtenteils auszuschließen, weil die Standortbedingungen für die Pflanzen innerhalb der einzelnen Populationen jeweils ähnlich waren. Mögliche Ursachen könnten genetische und entwicklungsbedingte Unterschiede zwischen den Pflanzen sein. Die Pflanzen der einzelnen Populationen stammen mit einer unbekannten Wahrscheinlichkeit von verschiedenen Pflanzen ab, eventuell sind auch die verschiedenen Populationen untereinander durch Pollenflug und Transport von Früchten in einem gewissen genetischen Austausch. In dem Falle wäre der Begriff der Metapopulation dann passender, er ist ein Ausdruck für die Summe einzelner Populationen, die miteinander im Austausch stehen und eigentlich eher eine große gemeinsame Population bilden, bzw. eine Population von Populationen (SILVERTOWN UND DOUST 1993). Ein möglicher Hinweis auf diesen Austausch ist das Vorhandensein von sehr ähnlichen Chemotypen in den verschiedenen Populationen. Damit Populationen kurzlebiger monocarpischer Pflanzen wie auch z.B. *S. jacobaea* über längere Zeiträume an einem Standort überleben können, ist die Interaktion mit anderen Populationen wichtig. Durch Einwanderung aus anderen Populationen können sich vom Aussterben bedrohte Populationen von *S. jacobaea* wieder regenerieren (VAN DER MEIJDEN E. UND VAN DER VEEN VAN WIJK C.A.M. 1996). Die festgestellte geringere Heterogenität in den PA-Mustern der Pflanzen bestimmter

Populationen in einigen Teilen des Untersuchungsgebietes könnte die Ursache in einem geringeren genetischen Austausch mit anderen Populationen haben. Möglicherweise haben Windbedingungen und topographische Verhältnisse das Einbringen von Früchten aus den umgebenden Populationen erschwert. Die Isolation von einzelnen Populationen ist leicht möglich, da die Verbreitung von Früchten für *S. jacobaea* auf kleinere Distanzen beschränkt zu sein scheint: McEVOY UND COX (1987) haben festgestellt, daß die Mehrheit der *S. jacobaea*-Achänen mit der Windverbreitung nur sehr kleine Distanzen zurücklegt. Nach ihren Angaben blieben 31% der Achänen weniger als 1 m von der Mutterpflanze entfernt, insgesamt 89% blieben weniger als 5 m entfernt, und keine Achäne wurde in einer Entfernung über 14 m gefunden.

4.10 Die Ursachen der intraklonalen und interklonalen PA-Variabilität und der PA-Variabilität in Populationen

Bei der Ausbildung der PA-Konzentrationen und PA-Muster wirken eine Vielzahl von unterschiedlichen Prozessen komplex zusammen. Wichtige Einflußgrößen sind z.B. die Menge der in der Wurzel neugebildeten Grundstruktur Senecionin-N-Oxid, die Spezifität und Effizienz der enzymatischen Transformationsreaktionen, die Prozesse der Verlagerungen zwischen den verschiedenen Pflanzenteilen, die artspezifische Akkumulation in bestimmten Geweben und die Vorgänge der Speicherung in der Vakuole (HARTMANN UND DIERICH 1998, HARTMANN UND OBER 2000). Genetische Variation in den transformierenden Enzymen und Prozessen der PA-Verlagerung und PA-Speicherung würden das PA-Muster verändern, ohne gleichzeitig die PA-Menge der Pflanzen zu verändern, die durch die Synthese von Senecionin-N-Oxid in der Wurzel bestimmt wird. Genetische Veränderungen in der Senecionin-N-Oxid –Synthese in der Wurzel hingegen würden vor allem zu einer Veränderung der PA-Menge in den Pflanzen führen und könnten zudem zu einer Veränderung in den PA-Mustern führen, wie die Korrelationsuntersuchungen zwischen der PA-Konzentration und den relativen Anteilen einzelner PAs zeigten (Kap. 3.7.5.2).

Die in dieser Arbeit festgestellten hohen intraklonalen PA-Variabilitäten können ihre Ursache nicht in Mutations-oder Rekombinationsvorgängen haben, da die DNA der Individuen eines Klonen identisch ist. Im Folgenden werden zuerst mögliche modifikative Faktoren der intraklonalen Variabilität diskutiert, danach die möglichen Ursachen für die interklonale Variabilität.

a) Eine mögliche Ursache für die intraklonalen Variabilität könnte auf der Ebene der Genregulation liegen. Die Transkription von RNA und damit die Bildung der durch sie codierten Proteine kann induziert oder reprimiert werden, je nachdem, ob die entsprechenden Regionen an der DNA für die Transkription freigegeben werden. Genregulationen können durch verschiedenste Faktoren erfolgen, unter anderem durch Hormone und Außenfaktoren wie z.B. Licht und Temperatur. Diese Faktoren könnten auch bei genetisch identischen Pflanzen, trotz weitgehend gleichen Standortbedingungen, durchaus unterschiedlich sein.

b) Die Regulation der Enzymaktivität der translatierten Proteine unterliegt ebenfalls einer Reihe von (aktivierenden und inhibierenden) Faktoren, die sich aus den komplexen Regulationserfordernissen des pflanzlichen Stoffwechsels des einzelnen Individuums ergeben. Es ist vorstellbar, daß bei dieser Vielfältigkeit der

zusammenwirkenden Reaktionen sich jedes Individuum eines Klones individuell unterscheiden kann.

c) Im Rahmen der Metaboliten-Regulation können Enzym-Reaktionen durch Konzentrationsänderungen von Substraten oder Co-Substraten reguliert werden. So kann zum Beispiel bei der Konkurrenz zweier Enzyme um ein gemeinsames Substrat bei verzweigten Stoffwechselwegen die Konzentration des Substrates entscheidend sein für die bevorzugte Richtung des Reaktionsverlaufes. Die Korrelationsuntersuchungen zwischen der PA-Konzentration und den relativen Anteilen der PAs (Kap. 4.6) zeigten, daß es einen solchen Zusammenhang in der PA-Diversifizierung geben kann.

d) Somatische Mutationen, die eine häufige Ursache für epigenetische Unterschiede sind, sollten dagegen aufgrund der Herstellungsmethode (Sproßvermehrung) der Klone als Variabilitätsursache in der vorliegenden Arbeit grundsätzlich ausgeschlossen werden können (NEUMANN 1995, COLLIN UND EDWARDS 1998).

Zusammenfassend betrachtet ist es durchaus denkbar, daß verschiedene modifikative Einflüsse zu solchen intraklonalen Variabilitäten führen, wie sie in dieser Arbeit festgestellt wurden.

Bei *genetisch unterschiedlichen Pflanzen* einer Population oder von unterschiedlichen Populationen sind die möglichen Ursachen für Unterschiede in den PA-Mustern und PA-Konzentrationen der einzelnen Pflanzen, also der interklonalen Variabilität, natürlich noch viel vielfältiger, da hier zusätzlich die genetischen Unterschiede der Pflanzen mitwirken. Die interklonale Variabilität kann zusätzlich auf Mutation der beteiligten Enzyme und einer erhöhten Plastizität der genetisch kontrollierten Prozesse beruhen. Unter genetischer Kontrolle sind die Synthese des primären PAs Senecionin-N-Oxid und damit die PA-Konzentration der Pflanze, sowie die Alkaloidverteilung und Alkaloidspeicherung in den Geweben (VRIELING ET AL 1993, HARTMANN UND DIERICH 1998, HARTMANN UND OBER 2000).

Die Analyse des Erblichkeitsgerades (Heritabilität) der PA-Konzentration ergab für die 4 untersuchten Klone, daß 61% der phänotypischen Variation in der PA-Konzentration bei *S. jacobaea* genetisch bedingt sind und 39% der Variation durch andere, modifikative Faktoren verursacht werden (Kap. 3.7.5.4). Damit haben die Pflanzen unabhängig von ihrer genetischen Disposition offenbar die Möglichkeit einer breiten intraklonalen, nicht genetisch bedingten Variationsbreite. Die hier festgestellten Werte gelten allerdings nur für den Vergleich der 4 untersuchten Klone; bei dem Vergleich anderer Klone, einer größeren Anzahl verschiedener Klone oder unter anderen Versuchsbedingungen könnten die Werte anders aussehen.

4.11 Ökologische Bedeutung der chemischen Variabilität

Pflanzliche Giftstoffe können ihre Wirksamkeit verlieren, wenn die Herbivoren sich evolutiv anpassen, z.B. durch die Bildung von entgiftenden Enzymen. Bei *S. jacobaea* hat der Schädling *Tyria jacobaeae* durch eine Senecionin-N-Oxygenase (SNO) die Fähigkeit, die PAs zu entgiften. *Tyria* ist damit ein sogenannter „Spezialist“, der die Abwehrmechanismen von *S. jacobaea* unterwandert. Die „Generalisten“ sind hingegen Herbivoren, die nicht an die Abwehrmechanismen angepasst sind. Sie können sich von *S. jacobaea* nicht ernähren. Aber da sich auch

die Generalisten im Laufe der Evolution anpassen können, müssen die Pflanzen im Verlauf der Evolution ihre Abwehrmechanismen ständig erweitern oder modifizieren. Die hohe Variabilität der PAs von *S. jacobaea* ist eine sinnvolle Strategie zur erfolgreichen Abwehr von Herbivoren.

Zur evolutiven Entwicklung ökologisch wirksamer Substanzen haben BERENBAUM UND ZANGERL (1996) weitere Überlegungen zusammengestellt. Neue Derivate von toxischen Substanzen sind demzufolge deshalb toxisch, weil sie ebenfalls viele Struktureigenschaften der toxischen Ausgangssubstanz besitzen, unter anderem eben auch die aktiven Bereiche. Ein weiterer besonders wichtiger Aspekt in Hinblick auf die Entgiftungsmöglichkeiten der Herbivoren ist der folgende: Derivate aktiver Stoffe sind, unabhängig davon, ob selber aktiv oder inaktiv, mit höherer Wahrscheinlichkeit in der Lage, mit den Entgiftungsenzymen in Wechselwirkung zu treten oder diese zu hemmen. Dieses ist der Fall, weil sie gleiche strukturelle Bereiche haben, die die Bindung an das aktive Zentrum des entgiftenden Enzym erleichtern. Das könnte für die PAs bedeuten, daß evolutiv neu diversifizierte PAs die vorhandenen Herbivoren-Entgiftungsenzyme hemmen können. In diesem Prozess könnte der evolutive Erfolg neuer PAs begründet sein. Es wäre in diesem Zusammenhang sehr interessant, die wenigen bisher bekannten PA-Entgiftungsenzyme Senecionin-N-Oxygenase (SNO) und Flavin-Monooxygenase (FMO) auf ihre Substratspezifität hin zu untersuchen.

Bei einem der in dieser Arbeit untersuchten *S. jacobaea*-Klone wurde ein anderes System zur Umgehung der tierischen Entgiftungsmechanismen gefunden. Die Pflanzen des Klonen 19 besitzen Otonecinalkaloide (Senkirkin und Otonenin), die bisher noch nicht für *S. jacobaea* beschrieben worden sind. Otonecine sind am N methylierte PAs, die von *Tyria jacobaeae* nicht mehr mit dem herkömmlichen System oxidiert und entgiftet werden können (Kap. 1.3). Die Pflanzen haben mit den Otonecinen somit eine „neue Generation“ von PAs zu Abwehr von Herbivorie zur Verfügung, die die bisherigen Entgiftungsmechanismen der angepassten Insekten unterwandern und die den Pflanzen damit in natürlichen Populationen Vorteile verschaffen könnten. Möglicherweise stellen die Pflanzen in Meijendel mit diesem Otonecin-PA-Muster die Ausgangspflanzen eines sich gerade neu entwickelnden, gegen Herbivorie (zum gegenwärtigen Zeitpunkt) besser geschützten Chemotyps dar.

JONES UND FIRN (1991) sowie BERENBAUM UND ZANGERL (1996) weisen darauf hin, daß sich Giftwirkungen oft erst durch die Mischung mehrerer Einzelkomponenten ergeben, wobei die Einzelkomponenten aufgrund synergistischer Effekte selbst nicht toxisch sein müssen, um die Giftigkeit des Gesamtgemisches zu erhöhen. Die PA-Gemische könnten demzufolge vermutlich aufgrund von kombinierten toxischen und (Entgiftungsenzym-) hemmenden Wirkungen eine besondere, über die Giftigkeit einzelner PAs hinausgehende Wirksamkeit erlangen. Die natürliche Selektion wirkt zudem immer auf den gesamten Chemotyp einer Pflanze und nicht nur auf Einzelkomponenten, was die Vererbung von momentan noch unbedeutenden, aber in der zukünftigen Auseinandersetzung mit neuen oder angepassten Herbivoren eventuell wichtigen PAs ermöglicht.

Wenn man die starken Schäden betrachtet, die *Tyria jacobaeae* bei *S. jacobaea* anrichtet, stellt sich die grundsätzliche Frage nach der Funktion der PAs als Abwehrstoff. Denn wenn die Pflanze trotz dieser enormen Schäden, die bis zum totalen Kahlfraß gehen können, überleben kann, erscheint der Aufwand der Biosynthese von PAs als Abwehrstoff gegen andere, viel weniger schädigende

Herbivoren unökonomisch. Diese auf den ersten Blick paradoxe Situation könnte durch folgende Betrachtung aufgeklärt werden: die Schäden durch *Tyria* führen, im Gegensatz zu den Schäden durch viele andere generalistische Herbivoren, nicht zu einer Schwächung der *S. jacobaea* - Populationen (McEVOY ET AL. 1993). Die stärkeren Pflanzen können sich trotzdem noch vermehren, da sie, nachdem sich die *Tyria* - Larven Ende Juli verpuppen, neu austreiben und zur Blüte gelangen (VAN DER MEIJDEN UND VAN DER WAALS-KOOI 1979). Eventuell profitieren die *S. jacobaea* - Populationen sogar von der starken Herbivorie durch *Tyria*. Nach ISLAM UND CRAWLEY (1983) reduziert Entblätterung die Überwinterungsrate bei *S. jacobaea*, aber nur bei den kleinen Pflanzen. Die großen Pflanzen werden durch das Entblättern nicht beeinflusst. Der *Tyria*-Befall könnte für *S. jacobaea* damit als eine Art der Auslese der kräftigeren und somit gegenüber anderen Herbivoren und ungünstigen klimatischen Bedingungen widerstandsfähigeren Pflanzen wirken.

5 Zusammenfassung

1. Das Verfahren zur PA-Extraktion und die gaschromatographische PA- Analytik wurde verbessert, so daß es möglich war, auch geringen Mengen Pflanzenmaterial (0,1 g TG bis 0,01 g TG) reproduzierbar zu untersuchen. Insgesamt konnten in den *S. jacobaea*- Pflanzen 28 verschiedene PAs nachgewiesen werden.
2. Zwischen verschiedenen Organen und Gewebebereichen konnten spezifische Unterschiede in der PA- Konzentrationen und den PA- Mustern festgestellt werden.

Bei den Rosettenpflanzen waren die PA- Konzentrationen der Wurzeln und der Blätter etwa gleich hoch. Die PA- Muster der Blätter und der Wurzeln unterschieden sich jedoch deutlich: die Wurzeln enthielten mehr Senecionin und Seneciphyllin und weniger Erucifolin und Jacobin als die Blätter. Bei den blühenden Pflanzen unterschieden sich die einzelnen Organe deutlicher in den PA- Konzentrationen, die Wurzeln und die Blütenköpfchen waren hier die Organe mit der höchsten PA- Konzentration. Die PA- Muster der Wurzeln und Blätter der blühenden Pflanzen waren ähnlich wie bei den Rosettenpflanzen: die Wurzeln enthielten weniger Erucifolin und Jacobin, aber mehr Senecionin und Seneciphyllin als die Blätter. Bei den blühenden Pflanzen waren zudem die PA- Muster der Blütenköpfchen und der Sproßachsen einander ähnlich und durch das Vorhandensein von hohen Erucifolin- Anteilen deutlich von den PA- Mustern der Wurzeln und durch das Vorhandensein höherer Anteile von Senecionin, Seneciphyllin und Integerrimin deutlich von den PA- Mustern der Blätter zu unterscheiden. Die intraklonale Variabilität der PA- Muster war bei den blühenden Pflanzen geringer als bei den Rosettenpflanzen.

Die einzelnen Organe der Blütenköpfchen unterschieden sich deutlich in ihren PA- Konzentrationen, wogegen deren PA-Muster sehr ähnlich waren. Die höchste PA- Konzentration hatte der Blütenboden, die PA- Konzentration war hier doppelt so hoch wie in den Röhrenblüten und fast 5- fach höher als in den Zungenblüten. Bei den Röhren- und Zungenblüten war die PA- Konzentration der Fruchtknoten jeweils höher als die der Kronröhren.

3. Die PA- Konzentration und PA- Muster von Blütenköpfchen und Blättern von verschiedenen Sprossen der selben Pflanze waren sehr ähnlich. Das ist ein Hinweis darauf, daß die Vorgänge der PA- Synthese, der PA- Diversifizierung, des PA- Transportes und der PA- Speicherung in der Pflanze geregelt ablaufen.
4. Für Blätter konnte ein ontogenetischer Einfluß auf die PA- Konzentration und die PA- Muster gezeigt werden. Bei Rosettenpflanzen nahm die PA- Konzentration in den Blättern mit zunehmenden Blattalter ab. Der Gehalt an Seneciphyllin, Integerrimin und Erucifolin nahm mit zunehmenden Blattalter ab und der Gehalt an Jacobin und Jacolin zu. Auch bei blühenden Pflanzen waren die PA- Konzentrationen der älteren Blätter niedriger als die der jüngeren Blätter, die PA- Muster der verschieden alten Blätter unterschieden sich hier jedoch kaum.

5. Im Verlauf der Entwicklung der Blütenköpfchen gab es leichte Veränderungen der PA- Konzentrationen, sie stieg bis zum Beginn des Verblühens an. Die PA- Muster der verschieden alten Blütenköpfchen unterschieden sich dagegen nur wenig.
6. Im Verlauf der Vegetationsperiode veränderten sich weder die PA- Konzentrationen noch die PA- Muster der Blütenköpfchen gleichen Alters dramatisch.
7. An blühenden Pflanzen konnten geringe tageszeitliche PA- Schwankungen in Blättern und den Blütenköpfchen festgestellt werden. Die tageszeitlichen Schwankungen in den PA- Konzentrationen waren für die Blätter größer als für die Blütenköpfchen, wogegen die Schwankungen der PA- Muster in den Blättern kleiner als bei den Blütenköpfchen waren. Die Ergebnisse weisen auf kurzfristige PA- Transportprozesse zwischen den Organen hin. Ein eindeutiger kurzfristig wirksamer klimatischer Einfluß konnte weder für die PA- Konzentration noch für die PA- Muster gezeigt werden.
8. Es gab keinen deutlichen Einfluß des Standortes auf den Rosetten- durchmesser und auf die PA- Muster von Rosettenpflanzen. Einen deutlicheren Einfluß gab es hingegen auf die Blattzahl, die Biomasse und die PA- Konzentration: am trockenen, sonnigen Standort (TS) hatten die Pflanzen eine erhöhte Blattzahl, erhöhte Biomasse und erhöhte PA- Konzentration im Vergleich zu den Pflanzen am feuchten, schattigen Standort (FS). Die intraklonale Variabilität ist für die Biomasse und der PA- Konzentration am Standort FS höher als am Standort TS. Am Standort TS ist bei allen Klonen der Anteil an Jacobin, Eruciflorin leicht erhöht und der Anteil an Seneciphyllin, Integerrimin und Erucifolin etwas verringert im Vergleich zum Standort FS.
9. Einige der untersuchten Klone unterschieden sich im Rosettenstadium in ihren PA- Konzentrationen signifikant voneinander. Der Klon 19 unterschied sich im PA- Muster durch das Vorhandensein des Otonecinalkaloides Otonenin deutlich von den anderen Klonen. Diese interklonalen Unterschiede können als weitere Hinweise darauf gewertet werden, daß die PA- Synthese und die PA-Diversifizierung unter einem genetischen Einfluß steht.
10. Trotz gleicher Standortbedingungen und genetischer Identität war für die einzelnen Klone eine beträchtliche intraklonale Variabilität in den PA- Konzentrationen und in den PA- Mustern festzustellen. Die Untersuchungen zur Heritabilität ergaben, daß die Variabilität der PA-Konzentration nur etwa zur 61% durch genetische Faktoren gesteuert ist, einen großen Einfluß haben daher auch andere modifikative Einflußfaktoren wie etwa Umweltfaktoren und epigenetische Effekte. Die intraklonale Variabilität in den PA- Mustern war bei den Rosettenpflanzen und bei den blühenden Pflanzen für Erucifolin, Jacobin, Seneciphyllin und Senecionin am größten.
11. Zwischen den Pflanzen innerhalb der einzelnen untersuchten Populationen gab es teilweise erhebliche Unterschiede in den PA- Konzentrationen und den PA- Mustern. Es gab bestimmte PA- Muster, die in den Pflanzen vieler verschiedener Populationen anzutreffen waren. Die verschiedenen Populationen des Dünengebietes in Meijndel unterschieden sich in der chemotypischen Heterogenität ihrer Pflanzen.

12. Der Gesamt- PA- Gehalt war mit der Biomasse der Wurzeln für die meisten Klone am besten korreliert, was als ein Hinweis darauf gewertet werden kann, daß die PA- Synthese in den Wurzeln und nicht in den oberirdischen Pflanzenteilen stattfindet.
13. Die Ergebnisse der Korrelation zwischen der PA- Konzentration und den relativen PA- Gehalten einzelner PAs weisen darauf hin, daß quantitative Veränderungen der PA- Synthese in den Wurzeln zu Verschiebungen der relativen PA- Gehalte und damit zu veränderten PA- Mustern führen können.
14. Basierend auf bereits veröffentlichten Untersuchungen und auf den Ergebnissen der Korrelationen einzelner PAs zueinander konnte das Modell zu den möglichen Reaktionswegen der PA- Diversifizierung ergänzt werden.
15. Die Synthese und Diversifizierung der PAs unterliegt neben den genetischen Faktoren einer Reihe von modifikativen Faktoren. Die auf diese genetischen und modifikativen Faktoren beruhende intra- und interklonale Variabilität in den PA- Konzentrationen und den PA- Mustern stellt eine wirkungsvolle Strategie von *S. jacobaea* dar, um sich in der Auseinandersetzung mit einem wechselhaften Herbivorendruck zu behaupten.

6 Literatur

- ANDERSSON S. (1996): Floral display and pollination success in *Senecio jacobaea* (Asteraceae): Interactive effects of head and corymb size. *American Journal of Botany* 83: 71-75
- APLIN R.T., ROTHSCCHILD M. (1972): Poisonous alkaloids in the body tissue of the garden tiger moth (*Arctia caja* L.) and the cinnabar moth *Tyria jacobaea* L. (Lepidoptera). In: de Vries A., Kochva E. (eds.) : Toxins of animal and plant origin. 2: 579-595. Gordon & Breach Sci. Pup., New York
- BACKHAUS K., ERICHSON B., PLINKE W., WEIBER R. (2000): Multivariate Analysemethoden. 9. Aufl. Springer-Verlag Berlin-Heidelberg
- BÄRLOCHER, F. (1999): Biostatistik. 1. Aufl. Georg Thieme-Verlag Stuttgart-New York
- BENTLEY M.D., LEONARD D.E., STODDARD W.F., ZALKOW L.H. (1984): Pyrrolizidine alkaloids as larval feeding deterrents for Spruce Budworm, *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera: Tortricidae). *Annals of the Entomological Society of America* 77: 393-397
- BERENBAUM M.R., ZANGERL, A.R. (1996): Phytochemical Diversity, Chapter 1 Phytochemical Diversity and Redundancy. In: Ecological interactions, Vol. 30, Plenum Press
- BOPPRÉ M. (1986): Insects pharmacophagously utilizing defensive plant chemicals (pyrrolizidine alkaloids). *Naturwissenschaften* 73: 17-26
- BOPPRÉ M. (1990): Lepidoptera and pyrrolizidine alkaloids; exemplification of complexity in chemical ecology. *J. Chem. Ecol.* 16: 165-185
- BÖTTCHER F., ADOLPH R.-D., HARTMANN T. (1993): Homospermidine synthase, the first pathway-specific enzyme in pyrrolizidine alkaloid biosynthesis. *Phytochemistry* 32: 679-689
- CAHILL R., CROUT D.H.G., MITCHELL M.B., MÜLLER U.S. (1980): Isoleucine biosynthesis and metabolism: stereochemistry of the formation of L-isoleucine and of its conversion into senecic and isatinic acid in *Senecio* species. *J. Chem. Soc. Chem. Commun.* 419-421
- CHEEKE P.R. (1989): Pyrrolizidine alkaloid toxicity and metabolism in laboratory animals and livestock. In: Toxicants of plant origin (Cheeke, P. R., ed) vol 1: Alkaloids. 1-22, CRS Press, Boca Raton
- CHEEKE P.R. (1994): A review of the functional and evolutionary roles of the liver in detoxification of poisonous plants, with special reference to pyrrolizidine alkaloids. *Vet. Human Toxicol.* 36: 240-247
- COLLIN H.A., EDWARDS S. (1998): Plant cell culture. Bios scientific Publishers Ltd., Oxford, United Kingdom
- CRAWLEY M.J., NACHAPONG M. (1985): The establishment of seedlings from primary and regrowth seeds of ragwort (*Senecio jacobaea*). *Journal of ecology* 73: 255-262
- CRAWLEY M.J., GILLMAN M.P. (1989): Population dynamics of cinnabar moth and ragwort in grassland. *Journal of animal ecology* 58: 1035-1050

- CROUT D.H.G., BENN M.H., IMASEKI H., GEISSMAN T.A. (1966): Pyrrolizidine alkaloids. The biosynthesis of seneciphyllic acid. *Phytochemistry* 5: 1-21
- CULVENOR C.C.J., EDGAR J.A., JAGO M.V., OUTERIDGE A., PETERSON J.E. SMITH L.W. (1976): Hepato- and pneumotoxicity of pyrrolizidine alkaloids and derivatives in relation to molecular structure. *Chem-Biol. Interaction* 12: 299-324
- DE BOER N. (1999): Pyrrolizidine alkaloid distribution in *Senecio jacobaea* rosettes minimises losses to generalist feeding. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 91: 169-173
- DEINZER M.L., THOMSON P.H., BURGETT D.M., ISAACSON D.L. (1977): Pyrrolizidine alkaloids: their occurrence in honey from tansy ragwort (*Senecio jacobaea* L.) *Science* 195: 497-499
- DREYER D.L., JONES K.C., MOLYNEUX R.J. (1985): Feeding deterrence of some pyrrolizidine, indolizidine and quinolizidine alkaloids towards pea aphid (*Acyrtosiphon pisum*) and evidence for phloem transport of indolizidine alkaloid swainsonine. *J. Chem. ecol.* 11: 1045-1051
- EHMKE A., V. BORSTEL K., HARTMANN T. (1987): Specific uptake of the N-oxides of pyrrolizidine alkaloids by cells, protoplasts and vacuoles from *Senecio* cell cultures, in: Plant vacuoles. B. Marin (ed), Plenum publishing corporation. 301-304
- EHMKE A., V. BORSTEL K., HARTMANN T. (1988): Alkaloid N-oxides as transport and vacuolar storage compounds of pyrrolizidine alkaloids in *Senecio vulgaris* L., *Planta* 176: 83-90
- EHMKE A., RAHIER M., PASTEELS J.M., HARTMANN T (1999): Sequestration of ingested [¹⁴C] senecionine-N-oxide in the exocrine defensive secretions of chrysomelid beetles. *J. Chem. Ecol.* 17: 2367-2379
- EHMKE A., RAHIER M., M PASTEELS J.M., THEURING C., HARTMANN T (1999): Sequestration, maintenance and tissue distribution of pyrrolizidine alkaloid N-oxides in larvae of two *Oreina* species. *J. Chem. Ecol.* 25: 2385-2395
- EISNER T., MEINWALD M (1987): Alkaloid-derived pheromones and sexual selection in Lepidoptera. In: Prestwich G.D., Blomquist G.J. (eds.): Pheromone biochemistry. Academic press, Florida. 251-269
- EISNER T., MEINWALD, M. (1995): The chemistry of sexual selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 92: 50-55
- ERBEN W. (1998): Statistik mit Excel 5 oder 7. R. Oldenbourg-Verlag München
- FALCONER D.S., MACKAY T.F.C. (1996): Introduction to quantitative genetics. 4. Aufl. Longman Group Ltd. Essex, England
- FIRN R.D., JONES C.G. (1996): An Explanation of secondary Product „Redundancy“, Chapter 12: Phytochemical Diversity and Redundancy in ecological interactions, Vol. 30, Plenum Press
- FIRN R.D., JONES C.G. (2000): The evolution of secondary metabolism- a unifying model. *Molecular Microbiology* 37: 989-994
- FRANTZEN J.; PAUL N.D., MULLER-SCHARER H. (2001): The system management approach of biological weed control: Some theoretical considerations and aspects of application. *Bio Control Dordrecht*. 46: 139-155

- FREI H., LÜTHY J., BRAUCHLI J., ZWEIFEL U., WÜRGLER F.E., SCHLATTER C. (1992): Structure/ activity relationships of the genotoxic potencies of sixteen pyrrolizidine alkaloids assayed for the induction of somatic mutation and recombination in wing cells of *Drosophila melanogaster*. Chem.-Biol. Interactions 83: 1-22
- FRISCHKNECHT P.M., SCHUHMACHER K., SCHÄRER H.M., BAUMANN T.W. (2001): Phenotypic plasticity of *Senecio vulgaris* from contrasting habitat types: Growth and pyrrolizidine alkaloid formation. Journal of Chemical Ecology 27: 343-358
- FUTUYMA D. (1990): Evolutionsbiologie. 1. Aufl. Birkhäuser Verlag Basel
- GELBRICH G. (1998): Statistik für Anwender. 1. Aufl. Shaker Verlag, Aachen.
- HAGEN J. UND HARTMANN T. (unveröffentlichte Ergebnisse)
- HARBORNE J. B., TURNER B. L. (1984): Plant Chemossystematics. Academic press, London.
- HARPER J.L., WOOD W.A. (1957): Biological flora of the British Isles. *Senecio jacobaea* L. J. Ecol. 45: 617-637
- HARRISON S., THOMAS C.D. (1991): Patchiness and spatial pattern in the insect community on ragwort *Senecio jacobaea*. Oikos 62: 5-12
- HARTMANN T., ZIMMER M. (1986): Organ-specific distribution and accumulation of pyrrolizidine alkloids during the life history of two annual *Senecio* species. J. Plant Physiol. 122: 67-80
- HARTMANN T., TOPPEL G. (1987): Senecionine N-Oxide, the primary product of pyrrolizidine alkaloid biosynthesis in root culture of *Senecio vulgaris*. Phytochemistry 26: 1639-1643
- HARTMANN T., SANDER H., ADOLPH, R., TOPPEL G. (1988): Metabolic links between the biosynthesis of pyrrolizidine alkaloids and polyamines in root cultures of *Senecio vulgaris* L. Planta 175: 82-90
- HARTMANN T., EHMKE A., EILERT U., V. BORSTEL K., THEURING C. (1989): Sites of synthesis, translocation and accumulation of pyrrolizidine alkaloid N-oxides in *Senecio vulgaris*. Planta 177: 98-107
- HARTMANN T. (1991): Alkaloids. In: G.A. Rosenthal & M.R. Berenbaum (eds.) Herbivores, their interactions with secondary plant metabolites. vol. I. Academic press, San Diego. 79-121
- HARTMANN T (1992): Alkaloids: Biochemistry, physiology and chemical ecology by example of the pyrrolizidine alkaloids, in: Frontiers and new horizons in amino acid research. K. Takai (ed.) Elsevier publishers. 65-76
- HARTMANN T. (1994): *Senecio* spp.: Biochemistry of the formation of pyrrolizidine alkaloids in root cultures. Biotechnology in agriculture and forestry. 26: 339-355
- HARTMANN T. (1994/1995): Pyrrolizidine alkaloids between plants and insects: a new chapter of an old story, Chemoecology 5/6.3/4:139-146
- HARTMANN T., WITTE, L. (1995): Chemistry, biology and chemoecology of the pyrrolizidine alkaloids, in: Alkaloids: chemical and biological perspectives. Pelletier S.W. (ed.), Pergamon Press, Oxford. 9: 155-233
- HARTMANN T. (1996): Diversity and variability of plant secondary metabolism: a mechanistic view, Entomologia Experimentalis et Applicata 80: 177-188

- HARTMANN T., WITTE L., EHMKE A., THEURING C., ROWELL-RAHIER M., PASTEELS J.M. (1997): Selective sequestration of plant pyrrolizidine alkaloids by chrysomelid leaf beetles, *Phytochemistry* 45: 489-497
- HARTMANN T., DIERICH B. (1998): Chemical diversity and variation of pyrrolizidine alkaloids of the senecionine type: biological need or coincidence? *Planta* 206: 443-451
- HARTMANN T., THEURING C., SCHMIDT J., RAHIER M., PASTEELS M. (1999): Biochemical strategy of sequestration of pyrrolizidine alkaloids by adults and larvae of chrysomelid leaf beetles. *Journal of Insect Physiology* 45: 1085-1095
- HARTMANN T. (1999): Chemical ecology of pyrrolizidine alkaloids, *Planta* 207: 483-495
- HARTMANN T., OBER D. (2000): Biosynthesis and metabolism of pyrrolizidine alkaloids in plants and specialized insect herbivores. *Topics in Current Chemistry* 209: 207-243
- HASLAM E. (1986): Secondary metabolism- facts and fiction. *Natural Product Reports* 3: 217-249
- HINCKS J.R., KIM H.Y., SEGALL H.J., MOLYNEUX R., STERMITZ F.R., COULOMBE R.A.JR (1991): DNA cross-linking in mammalian cells by pyrrolizidine alkaloids: Structure-activity relationships. *Toxicology and Applied Pharmacology* 111: 90-98
- ISLAM Z., CRAWLEY M.J. (1983): Compensation and regrowth in ragwort (*Senecio jacobaea*) attacked by cinnabar moth (*Tyria jacobaeae*). *Journal of Ecology* 71: 829-843
- JANSSEN J., LAATZ W. (1999): Statistische Datenanalyse mit SPSS für Windows. 3. Aufl. Springer-Verlag Berlin-Heidelberg
- JARVIS B.B. AND MILLER, J.D. (1996): Natural Products, Complexity and Evolution. Chapter 11: Phytochemical Diversity and Redundancy in ecological interactions, Plenum Press
- JONES C.G., FIRN R.D. (1991): On the evolution of secondary plant chemical diversity. *Philo. Trans. Royal Soc.* 333:273-280
- KELLY H.A., KUNEC E.K., RODGERS M., ROBINS D.J. (1989): *J. Chem. Res.* 358
- KHAN H.A., ROBINS D.J. (1985): Pyrrolizidine alkaloid biosynthesis. Synthesis of ¹⁴C-labelled homospermidines and their incorporation into retronecine. *J. Chem. Soc.* 1: 819-824
- KIM H.Y., STERMITZ F. R., LI J.K.K., COULOMBE R. A. JR. (1999): Comparative DNA cross-linking by activated pyrrolizidine alkaloids. *Food and Chemical Toxicology* 37: 619-625
- KÖHLER W., SCHACHTEL, G., VOLESKE P. (1996): Biostatistik. 2. Aufl. Springer-Verlag Berlin-Heidelberg
- KOSOGOF C., TEPE J.J., WILLIAMS R. M. (2001): DNA cross-linking by a photo-triggered pyrrolic progenitor developed from monocrotaline. *Tetrahedron-Letters*. 42: 6641-6643
- KUNIN W.E. (1999): Patterns of herbivore incidence on experimental arrays and field populations of ragwort, *Senecio jacobaea*. *Oikos* 84: 515-525

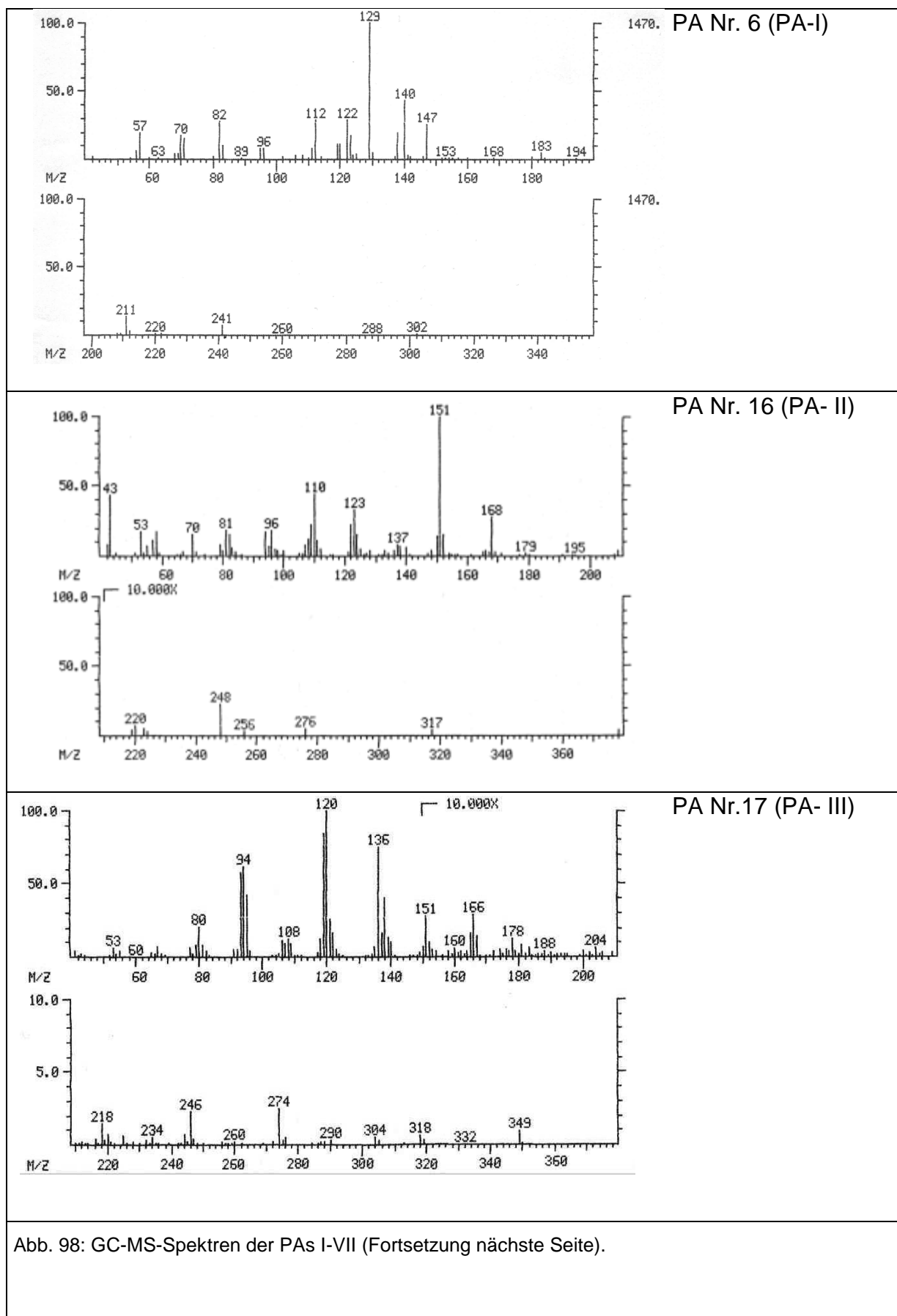
- KUTCHAN, T.M. (2001): Ecological arsenal and developmental dispatcher, the paradigm of secondary metabolism. *Plant Physiology* 125: 58-60
- LINDIGKEIT R., BILLER A., SCHIEBEL H. M., BOPPRÉ M., HARTMANN T. (1997): The two faces of pyrrolizidine alkaloids: the role of the tertiary amine and its N-oxide in chemical defense of insects with acquired plant alkaloids. *Eur. J. Biochem* 245: 626-636
- LOZÁN J.L., KAUSCH H. (1998): *Angewandte Statistik für Naturwissenschaftler*. 2. Aufl. Parey Buchverlag Berlin
- LUCKNER M. (1990): *Secondary Metabolism in Microorganisms, Plants and Animals*. 3. ed. G. Fischer Verlag, Jena
- MATTOCKS A.R. (1961): Extraction of heat-labile alkaloids from plants. *Nature* 191: 1281-1282
- MATTOCKS A.R. (1972): Toxicity and metabolism of Senecio alkaloids, in: Harbone J.B. (ed.): *Phytochemical Ecology, Annual Proceedings of the Phytochemical Society*, No. 8, Academic Press, London, New York. 179-200
- MATTOCKS, A.R. (1986): *Chemistry and toxicology of Pyrrolizidine Alkaloids*. Academic Press, London 1986
- McEvoy P.B., Cox C.S. (1987): Wind dispersal distances in dimorphic achenes of ragwort, *Senecio jacobaea*. *Ecology* 68: 2006-2015
- McEvoy P.B; Rudd N.T., Cox C.S., Huso M. (1993): Disturbance, competition, and herbivory effects on ragwort *Senecio jacobaea* populations. *Ecological Monographs* 63: 55-75
- MIRANDA C.L., CHUNG W., REED R.E., ZHAO X., HENDERSON M.C., WANG J.L., WILLIAMS D.E., BUHLER D.R. (1991): Flavin- containing monooxygenase: A major detoxifying enzyme for the pyrrolizidine alkaloid senecionine in guinea pig tissues. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 178: 546- 552
- MITICH L.W. (1995): Tansy Ragwort. *Weed Technology* 9: 402-404
- MOLL S., ANKE S., KAHMANN U. HÄNSCH R., HARTMANN T., OBER D. (2002): Cell specific expression of Homospermidine Synthase, the entra enzyme of the Pyrrolizidine Alkaloid pathway in *Senecio vernalis*, in comparison with its ancestor, Deoxyhypusine Synthase. *Plant Physiol.* 130: 47-57
- MOLYNEUX R.J., CAMPBELL B.C., DREYER D.L. (1990): Honeydew analysis for detecting phloem transport of plant natural products: Implications for host-plant resistance to sap-sucking insects. *Journal of Chemical Ecology* 16: 1899-1910
- MOTHES K. (1955): Physiology of alkaloids. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 6: 393-432
- MURASHIGE T. UND SKOOG F. (1962): A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. *Physiol. Plant.* 15: 473-497
- NEUMANN K.H. (1995): *Pflanzliche Zell-und Gewebekulturen*. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart
- NIELSEN J.K. (1996): Interspecific variability in adult flea beetle behaviour and larva performance on an atypical host plant. *Entomologia experimentalis et applicata* 80: 160-162

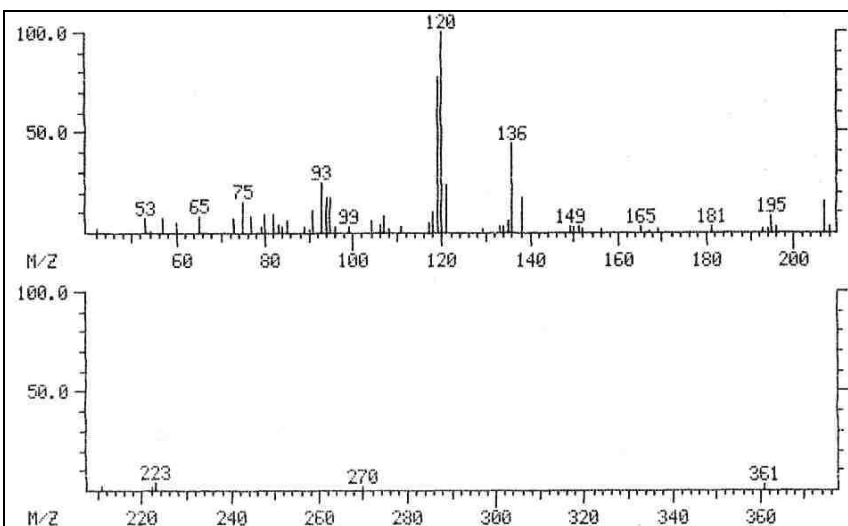
- OBER, D., HARTMANN, T. (1999): Deoxyhyposine Synthase from Tobacco. The journal of Biological Chemistry 274: 32040-32047
- OBER, D., HARTMANN, T. (1999): Homospermidine Synthase, the first pathway specific enzyme of pyrrolizidine alkaloid biosynthesis, evolved from deoxyhypusine synthase. PNAS 96: 14777-14782
- PASTEELS J.M., ROWELL-RAHIER M., RANDOUX T., BREAKMAN J.C., DALOZE D. (1988): Pyrrolizidine alkaloids of probable host-plant origin in the pronatal and elytral secretion of the leaf beetle *Oreina cacaliae*. Entomol. Exp. Appl. 49: 55-58
- PATE J.S. (1986): Xylem-to-phloem transfer-vital component of the nitrogen-partitioning system of a nodulated legume. In: Phloem transport. 445-462, Cronshaw, J., Lucas W.J., Giaquinta R.T. (eds.), A.L.Liss, New York
- PRINS A.H., VERKAAR H.J., VAN DER HERIK M. (1989): Responses of *Cynoglossum officinale* L. and *Senecio jacobaea* L. to various degrees of defoliation. New Phytologist 111: 725-732
- RAMSDELL H.S., BUHLER D.R. (1979): Analytical isolation of Tansy Ragwort (*Senecio jacobaea*) Pyrrolizidine alkaloids. Symposium on Pyrrolizidine alkaloids: Toxicity, Metabolism and Poisonous plant control measures. P.R. Cheeke (ed.)
- REINA M., MERICLI A.H., CABRERA R., GONZALEZ C.A. (1995): Pyrrolizidine alkaloids from *Heliotropium bovei*. Phytochemistry-Oxford 38: 355-358
- RHODES M. J. C. (1994): Physiological roles for secondary metabolites in plants: some progress, many outstanding problems. Plant Molecular Biology 24: 1-20
- ROBINS D.J. (1989): Biosynthesis of pyrrolizidine alkaloids. Chem. Soc. Rev. 18: 375-408
- ROWELL RAHIER M., WITTE L., EHMKE A., HARTMANN T., PASTEELS J.M. (1991): Sequestration of plant pyrrolizidine alkaloids by chrysomelid beetles and selective transfer into the defensive secretion. Chemoecology 2: 41-48
- SACHS L. (1992): Angewandte Statistik. Anwendung statistischer Methoden. 7. Aufl. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg
- SANDER H., HARTMANN, T. (1989): Site of synthesis, metabolism and translocation of senecionine N-oxide in cultured roots of *Senecio erucifolius*, Plant Cell, Tissue and Organ Culture 18, 19-31
- SCHNEIDER D. (1987): The strange fate of pyrrolizidine alkaloids. In: Chapman R.F., Beranys E.A., Stoffolano J.G. (eds.): Perspectives in chemoreception and behaviour. Springer, New York, 123-142
- SCRIBER J.M. (1996): A new 'Cold pocket' hypothesis to explain local host preference shifts in *Papilio canadensis*. Entomologia Experimentalis et applicata 80: 315-319
- SILVERTOWN J.W., DOUST J.L. (1993): Introduction to plant population biology. 3. Aufl. Blackwell Scientific Publications Oxford
- SMITH J.M. (1992): Evolutionsgenetik. 1. Aufl. Georg Thieme Verlag Stuttgart, New York
- SOKAL R.R., ROHLF F.J. (1995): Biometry. 3. Aufl. W.H. Freeman and Co, San Francisco

- SPENSER, I.D. (1985): Stereochemical aspects of the biosynthetic routes leading to the pyrrolizidine and quinolizidine alkaloids. *Pure Appl. Chem.* 57: 453-470
- STAHEL, W.A. (2000): Statistische Datenanalyse. 3. Aufl. Vieweg-Verlag Braunschweig-Wiesbaden
- STEENKAMP V., STEWART M.J., VAN DER MERWE S., ZUCKERMAN M, CROWTHER N.J. (2001): The effect of *Senecio latifolius* a plant used as a South African traditional medicine, on a human hepatoma cell line. *Journal of Ethnopharmacology* 78: 51-58
- STEGELMEIER B.L., EDGAR J.A., COLEGATE S.M., GARDNER D.R. SCHOCH T.K., COULOMBE R.A.; MOLYNEUX R.J. (1999): Pyrrolizidine alkaloid plants, metabolism and toxicity. *Journal of Natural Toxins* 8: 95-116
- STERLING I.R., FREER K.A., ROBINS D.J. (1997): Pyrrolizidine alkaloid biosynthesis. Incorporation of 2-aminobutanoic acid labelled with ^{13}C or ^2H into the senecic acid portion of rosamarinine and senecionine. *J. Chem. Soc. I*: 677-680
- TOPPEL G., WITTE L., RIEBESEHL B., V. BORSTEL K., HARTMANN T. (1987): Alkaloid pattern and biosynthetic capacity of root cultures from some pyrrolizidine alkaloid producing *Senecio* Species. *Plant Cell Rep.* 6: 466
- VAN DAM N.M; VAN DER MEIJDEN E., VERPOORTE R. (1993): Induced responses in three alkaloid-containing plant species. *Oecologia* 95: 425-430
- VAN DER MEIJDEN E, VAN DER WAALS-KOOI R.E. (1979): The population ecology of *Senecio jacobaea* in a sand dune system. I. Reproductive strategy and the biennial habitat. *J. Ecol.* 67:131-153
- VAN DER MEIJDEN E, DE JONG T.J, KLINKHAMER P.G.L., KOOI R.E. (1985): Temporal and spatial dynamics in populations of biennial plants. In: Haeck J. and Woeldendorp J.W. (eds.): *Structure and functioning of plant populations*. 2: North Holland 91-103
- VAN DER MEIJDEN E; VAN ZOELLEN A.M., SOLDAAT L.L. (1989): Oviposition by the cinnabar moth, *Tyria jacobaeae*, in relation to nitrogen, sugars and alkaloids of ragwort, *Senecio jacobaea*. *Oikos* 54: 337-344
- VAN DER MEIJDEN, E. (1996): Plant defence, an evolutionary dilemma: contrasting effects of (specialist and generalist) herbivores and natural enemies. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 80: 307-310
- VON BORSTEL K., HARTMANN T. (1986): Selective uptake of pyrrolizidine N-oxides by cell suspension cultures from pyrrolizidine alkaloid producing plants. *Plant cell Rep.* 5: 39-42
- VON BORSTEL K. (1988): Akkumulation und Transport von Pyrrolizidinalkaloid-N-Oxiden in Zellsuspensionskulturen und intakten Pflanzen verschiedener *Senecio*-Arten. Dissertation, Braunschweig
- VON BORSTEL K., WITTE L., HARTMANN T. (1989): Pyrrolizidine alkaloid patterns in populations of *Senecio vulgaris*, *Senecio vernalis* and their hybrids. *Phytochemistry* 28: 1635-1638
- VRIELING K., SOLDAAT L.L., SMIT W. (1991): The influence of pyrrolizidine alkaloids of *Senecio jacobaea* on *Tyria jacobaeae*, *Brachycaudus cardii* and *Haplothrips senecionis*. *Netherlands Journal of Zoology* 41: 228-239

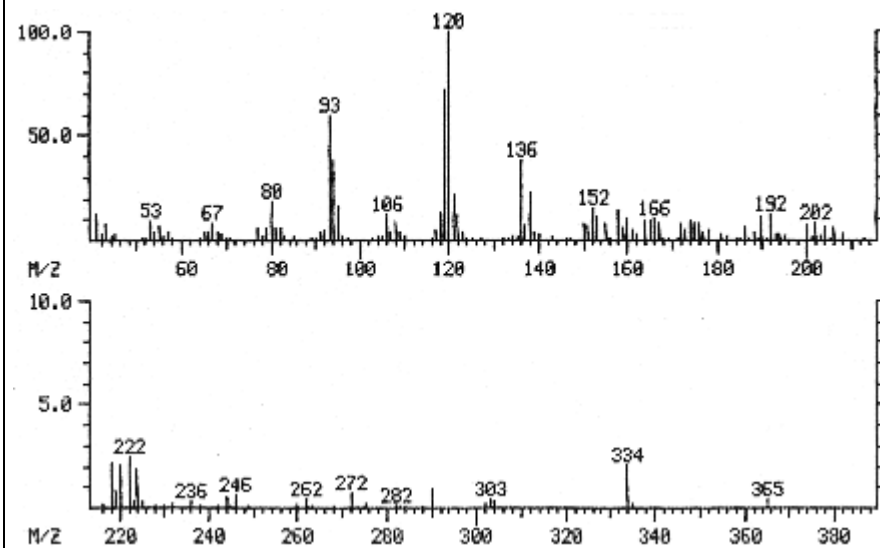
- VRIELING K., DE VOS H., VAN WIJK C.A.M. (1993): Genetic analysis of the concentration of Pyrrolizidine Alkaloids in *Senecio jacobaeae*. *Phytochemistry* 32: 1141-1144
- WEHRLI A., KOVATS E. (1955): Gaschromatographische Charakterisierung organischer Verbindungen: Berechnungen der Retentionsindices aliphatischer, alicyclischer und aromatischer Verbindungen. *Helv. Chem. Acta* 42: 2709-2736
- WINTER C.K., SEGALL (1989): Metabolism of pyrrolizidine alkaloids. In: Cheeke P.R. (ed.), *Toxicants of Plant Origin*, vol 1: Alkaloids. CRC Press, Boca Raton
- WITTE L., EHMKE A., HARTMANN T. (1990): Interspecific flow of pyrrolizidine alkaloids, *Naturwissenschaften* 77: 540-543
- WITTE L., ERNST L., ADAM H., HARTMANN T. (1992): Chemotypes of two Pyrrolizidine Alkaloid-containing *Senecio* Species. *Phytochemistry* 31: 559-565
- WITTE L; RUBIOLO P., BICCHI C. HARTMANN T. (1993): Comparative analysis of pyrrolizidine alkaloids from natural sources by gas chromatography-mass spectrometry. *Phytochemistry* 32: 187-196
- WOLFF K., VAN DELDEN W. (1986): Genetic analysis of ecological relevant morphological variability in *Plantago lanceolata* L. 1. Population characteristics. *Heredity* 58: 187-192
- ZÖFEL P. (2001): Statistik verstehen. Ein Begleitbuch zur computergestützten Auswertung. 1. Aufl. Addison-Wesley Verlag, München, Germany

7 Anhang

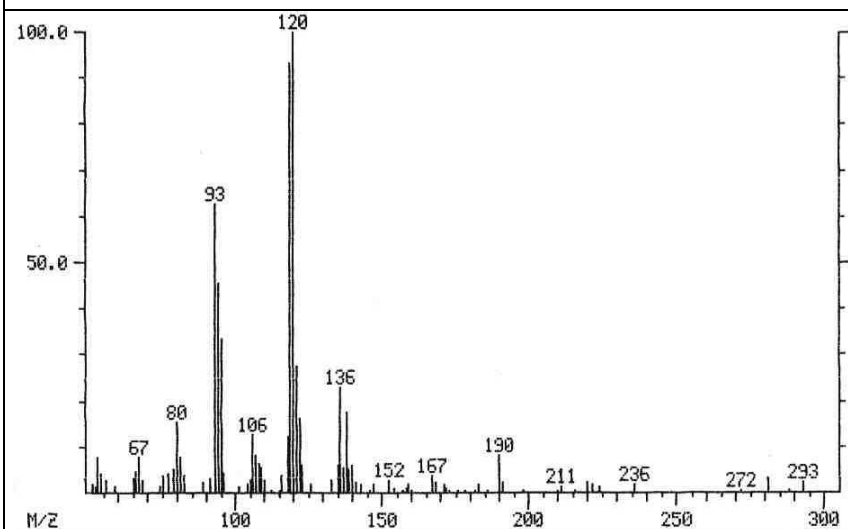




PA Nr. 19 (PA- IV)



PA Nr. 23 (PA- V)



PA Nr. 27 (PA- VI)

Abb. 98: (Fortsetzung): GC-MS-Spektren der PAs I-VII (Fortsetzung nächste Seite).

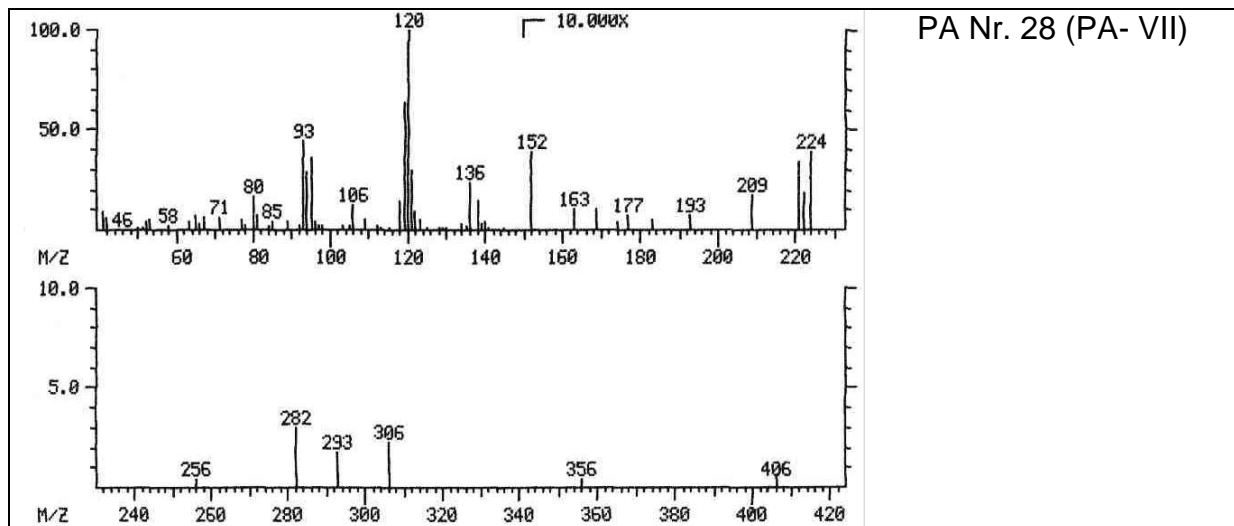


Abb. 98 (Fortsetzung): GC-MS-Spektren der PAs I-VII.

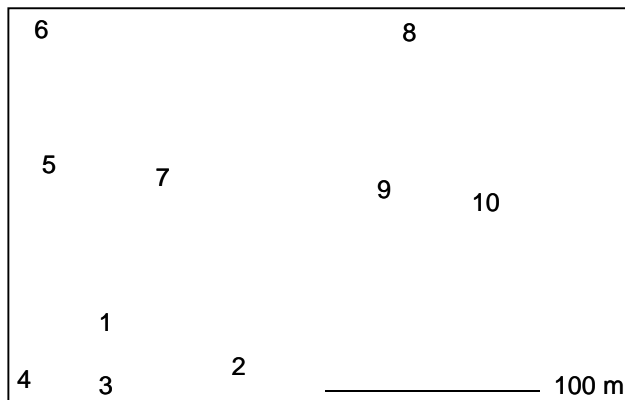


Abb. 99: Position der einzelnen Pflanzen in der Population bei Hannover. Mit den Zahlen sind die einzelnen Pflanzen bezeichnet.

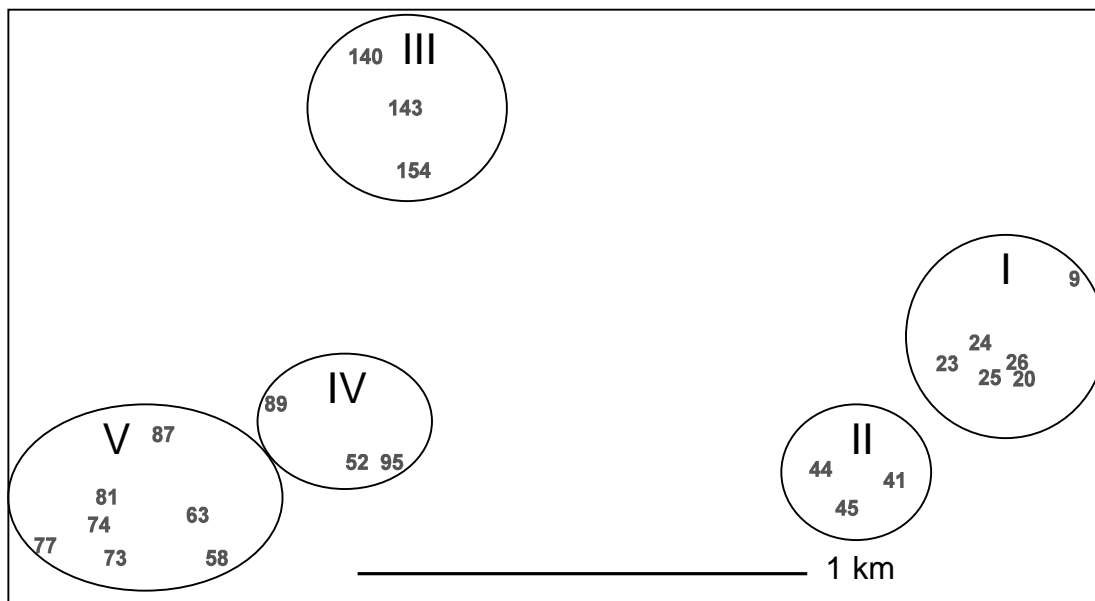


Abb. 100: Entfernung der Standorte der Populationen im Naturschutzgebiet Meijendel, Niederlande. Die Zahlen geben die einzelnen Populationen an.

I-V= Bezeichnung der einzelnen Untersuchungsgebiete.

Alkaloid	Probe Nr.										Mittelwert	cv [%]
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
2 Senecionin	2,19	2,14	2,20	2,29	1,99	2,12	2,23	2,16	2,26	2,45	2,20	5,18
3 Seneciphyllin	10,34	9,29	10,16	10,60	9,22	9,64	9,67	9,61	10,50	9,70	9,87	4,73
5 Integerrimin	6,09	6,00	6,03	6,23	5,60	5,85	6,09	5,60	5,90	6,02	5,94	3,31
7 Jacobin	33,37	35,27	35,35	33,45	35,25	33,41	35,02	33,96	34,10	35,46	34,46	2,44
10 Jacolin	2,85	2,61	2,37	2,66	2,61	2,49	2,80	2,30	2,80	3,01	2,65	7,98
13 Jacozin	5,96	6,33	6,04	6,13	6,43	6,35	5,83	6,45	6,15	5,86	6,16	3,55
18 Erucifolin	32,48	33,67	34,66	33,02	33,75	34,28	32,66	34,26	32,54	33,04	33,44	2,26
	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	
mg/g TG	4,44	4,25	4,42	4,33	4,08	4,22	4,07	4,19	4,32	4,13	4,25	2,97

Tab. 38: Meßergebnisse zur Reproduzierbarkeit des Extraktionsverfahrens (siehe Kap. 3.1.1.3)

Messung Nr.	Gewicht der Glaswolle im Liner		
	5 mg	10 mg	20 mg
1	0,631	0,486	0,704
2	0,660	0,610	0,703
3	0,651	0,460	0,683
4	0,651	0,608	0,681
5	0,652	0,627	0,683
Mittelwert	0,649	0,558	0,691
Standard- abweichung	0,010	0,070	0,011

Tab. 39: Meßergebnisse zu dem Einflusses der Menge an Glaswolle im Liner. Angaben in mg PA/g TG

Gewicht der Glaswolle im Liner	Messung Nr.	Alkaloid Nr.								Summe
		2	3	7	10	12	13	18	25a	
5 mg	1	0,0	2,5	37,5	5,8	2,6	4,6	38,7	8,2	100,0
	2	tr	2,1	36,7	6,0	2,1	4,4	38,3	9,6	99,3
	3	0,0	2,2	35,7	6,1	2,6	4,6	39,3	9,5	100,0
	4	0,0	2,2	36,2	6,0	2,5	4,7	39,0	9,4	100,0
	5	0,0	2,1	35,9	6,1	2,6	4,3	39,5	9,6	100,0
	Mittelwert	tr	2,3	36,4	6,0	2,5	4,5	39,0	9,3	100,0
	Standard-abweichung	tr	0,2	0,7	0,1	0,2	0,1	0,4	0,5	
10 mg	1	1,2	3,1	43,2	4,1	3,1	5,6	27,4	12,5	100,0
	2	0,0	2,3	44,3	4,6	3,2	4,5	30,6	10,5	100,0
	3	0,0	3,0	40,4	4,5	3,1	6,1	29,4	13,4	100,0
	4	0,0	2,2	42,7	5,4	3,6	4,4	31,8	9,9	100,0
	5	0,0	2,2	42,1	5,1	3,0	4,5	32,6	10,4	100,0
	Mittelwert	tr	2,6	42,6	4,8	3,2	5,0	30,4	11,4	100,0
	Standard-abweichung	tr	0,4	1,3	0,5	0,2	0,7	1,8	1,4	
20 mg	1	1,3	2,0	48,0	4,0	6,1	4,8	21,1	12,7	100,0
	2	1,0	2,0	48,1	3,9	3,5	4,9	23,9	12,7	100,0
	3	1,1	2,3	48,8	3,9	3,1	5,4	22,8	12,6	100,0
	4	1,0	2,2	47,9	4,0	3,1	5,1	24,7	12,0	100,0
	5	0,0	2,2	46,5	4,4	3,5	4,6	27,1	11,7	100,0
	Mittelwert	tr	2,2	48,3	4,1	3,9	5,0	24,1	12,5	100,0
	Standard-abweichung	tr	0,1	0,8	0,2	1,1	0,2	2,0	0,4	

Tab. 40: Meßergebnisse zu dem Einflusses der Menge an Glaswolle im Liner auf die relative PA- Zusammensetzung der Messungen.

Angaben in % relativer PA- Gehalt. tr= relativer PA- Gehalt <1%.

	Liner	
Messung Nr.	deaktiviert	aktiv
1	0,486	0,364
2	0,610	0,386
3	0,460	0,329
4	0,608	0,353
5	0,627	0,356
Mittelwert	0,558	0,358
Standard-abweichung	0,070	0,018

Tab. 41: Einfluß der Liner- Aktivität auf die gemessene Gesamt- PA- Konzentration. Angaben in mg PA/g TG.

Liner	Messung Nr.	Alkaloid Nr.								Summe
		2	3	7	10	12	13	18	25a	
deaktiviert	1	1,2	3,1	43,2	4,1	3,1	5,6	27,4	12,5	100,0
	2	tr	2,3	44,3	4,6	3,2	4,5	30,6	10,5	100,0
	3	tr	3,0	40,4	4,5	3,1	6,1	29,4	13,4	100,0
	4	tr	2,2	42,7	5,4	3,6	4,4	31,8	9,9	100,0
	5	tr	2,2	42,1	5,1	3,0	4,5	32,6	10,4	100,0
	Mittelwert	tr	2,6	42,6	4,8	3,2	5,0	30,4	11,4	100,0
	Standard-abweichung	tr	0,4	1,3	0,5	0,2	0,7	1,8	1,4	
Liner	Messung Nr.	Alkaloid Nr.								Summe
		2	3	7	10	12	13	18	25a	
aktiv	1	1,5	1,8	54,2	4,0	tr	3,4	22,9	12,1	100,0
	2	1,3	2,1	53,8	4,0	3,8	3,3	21,1	10,6	100,0
	3	1,4	2,6	53,4	4,0	tr	3,7	23,0	12,1	100,0
	4	1,3	2,3	50,9	4,2	3,2	3,6	22,9	11,7	100,0
	5	1,5	2,2	52,4	4,6	tr	3,1	25,3	11,0	100,0
	Mittelwert	1,4	2,2	52,9	4,1	1,4	3,4	23,0	11,5	100,0
	Standard-abweichung	0,1	0,2	1,2	0,2	0,3	0,2	1,3	0,6	

Tab. 42: Einfluß der Liner- Aktivität auf die relative PA- Zusammensetzung der Messungen.
Angaben in % relativer PA- Gehalt. tr= relativer PA- Gehalt <1%.

	single taper Liner		
Messung Nr.	Nr.1	Nr.2	Nr.3
1	0,520	0,493	0,444
2	0,523	0,512	0,472
3	0,510	0,512	0,490
4	0,498	0,505	0,468
5	0,467	0,497	0,479
Mittelwert	0,504	0,504	0,470
Standard-abweichung	0,020	0,008	0,015

Tab. 43: Unterschiede zwischen den Meßergebnissen der Messungen mit 3 verschiedenen, baugleichen single taper Linern. Angaben in mg PA/g TG.

Liner 1									
Messung Nr.	Alkaloid Nr.								Summe
	2	3	7	10	12	13	18	25a	
1	1,1	2,4	34,9	6,1	2,0	3,7	40,8	9,1	100,0
2	tr	2,2	35,5	7,1	1,8	3,6	41,0	8,8	100,0
3	tr	2,2	36,6	6,8	1,7	3,9	42,2	6,6	100,0
4	1,0	2,2	33,4	6,8	2,2	3,7	44,3	6,4	100,0
5	tr	1,9	33,6	6,8	4,3	3,9	42,0	7,5	100,0
Mittelwert	tr	2,2	34,9	6,8	2,4	3,8	42,2	7,7	100,0
Standard-abweichung	tr	0,1	1,2	0,3	1,0	0,1	1,2	1,1	
Liner 2									
Messung Nr.	Alkaloid Nr.								Summe
	2	3	7	10	12	13	18	25a	
1	tr	1,8	35,6	6,2	2,2	3,8	40,7	9,7	100,0
2	tr	2,0	35,0	6,4	3,0	4,0	38,1	11,5	100,0
3	tr	1,9	33,7	6,7	3,6	3,8	40,4	10,0	100,0
4	tr	1,8	34,4	6,1	1,8	4,0	40,9	10,9	100,0
5	tr	2,0	34,2	6,4	2,9	3,7	40,7	10,1	100,0
Mittelwert	tr	1,9	34,6	6,4	2,7	3,9	40,2	10,4	100,0
Standard-abweichung	tr	0,1	0,7	0,2	0,6	0,1	1,1	0,7	
Liner 3									
Messung Nr.	Alkaloid Nr.								Summe
	2	3	7	10	12	13	18	25a	
1	1,0	2,1	36,7	6,2	2,3	4,1	41,3	6,3	100,0
2	tr	2,1	33,6	7,3	2,4	3,6	43,4	7,5	100,0
3	1,5	2,0	33,4	7,1	2,0	3,8	44,0	6,2	100,0
4	tr	2,2	33,8	6,9	2,2	3,7	44,4	6,8	100,0
5	1,0	2,3	34,7	7,1	2,0	3,8	41,6	7,6	100,0
Mittelwert	tr	2,2	34,7	7,0	2,2	3,8	43,3	6,9	100,0
Standard-abweichung	tr	0,1	1,2	0,4	0,2	0,2	1,3	0,6	

Tab. 44: Unterschiede zwischen den Meßergebnissen bei Messungen mit 3 verschiedenen, baugleichen single taper Linern.

Angaben in % relativer PA- Gehalt. tr= relativer PA- Gehalt <1%.

Alkaloid	Probe Nr.										Mittelwert	cv [%]
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
2 Senecionin	2,17	2,21	2,07	2,07	2,13	2,03	2,17	2,15	2,31	2,02	2,13	3,68
3 Seneciphyllin	9,89	9,54	9,88	9,57	9,48	9,64	9,60	9,88	9,90	9,48	9,68	1,73
5 Integerrimin	5,99	5,78	5,37	5,54	6,27	5,94	6,12	5,64	5,81	5,64	5,81	4,19
7 Jacobin	36,83	36,65	36,39	35,69	36,61	36,01	36,02	36,22	36,24	35,45	36,21	1,12
10 Jacolin	2,58	2,61	2,42	2,37	2,57	2,54	2,61	2,53	3,06	2,43	2,57	5,90
13 Jacozin	5,71	5,57	6,60	6,08	6,58	5,86	6,15	6,14	5,95	5,93	6,06	4,79
18 Erucifolin	33,76	35,82	34,52	34,54	33,64	34,84	34,42	34,70	33,45	34,03	34,37	1,84
	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	
mg/g TG	4,21	4,28	4,64	4,60	4,30	4,43	4,16	4,27	4,10	4,53	4,35	3,83

Tab. 45: Meßergebnisse zur Reproduzierbarkeit des GC-Meßverfahrens (siehe Kap. 3.1.2.3).
Angaben in % relativer PA- Gehalt. tr= relativer PA- Gehalt <1%.

Alkaloid Nr.	Wurzeldurchmesser [mm]					
	0,1-0,5	0,5-1,0	1,0-1,5	1,5-2,0	2,0-3,0	3,0-4,0
1	tr	1,80	1,63	3,02	1,76	2,22
2	27,58	16,66	14,58	11,10	10,17	10,52
3	40,07	43,57	49,76	54,06	54,91	54,44
5	8,49	8,73	8,09	8,93	8,46	5,50
7	tr	0,00	tr	2,03	0,00	tr
8	1,37	2,45	4,04	3,83	2,15	1,44
11	16,91	14,91	13,61	13,56	19,61	23,52
13	tr	2,38	tr	tr	tr	tr
15	5,59	7,16	6,28	3,47	2,93	2,37
17	tr	2,35	2,01	tr	tr	0,00
	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0

Gesamt- PA- Konzentration (mg/g TG)	2,4	1,4	2,1	1,5	1,2	1,8
Biomasse (g TG)	0,0797	0,1130	0,2220	0,2980	0,2797	0,0920

Tab. 46: PA-Muster, Gesamt-PA-Konzentration und Biomasse der unterschiedlichen Wurzelbereiche.
Angaben in % relativer PA- Gehalt. tr= relativer PA- Gehalt <1%.

PA Nr.	ganze Blütenköpfchen	Blütenboden	Kronröhren der Röhrenblüten	Fruchtknoten der Röhrenblüten	Kronröhren der Zungenblüten	Fruchtknoten der Zungenblüten	Achänen von reifen Röhrenblüten
2	2,8	tr	1,4	1,0	tr	3,1	2,6
3	4,1	4,2	10,7	8,3	10,5	9,7	4,3
5	2,0	1,3	3,6	3,3	0,0	3,1	3,6
7	49,5	63,5	55,0	58,8	53,3	61,5	46,4
10	8,8	6,5	4,5	4,3	0,0	0,0	8,8
12	5,0	5,6	3,2	3,9	18,2	7,9	10,0
13	9,8	14,1	11,0	11,0	12,2	10,2	11,9
18	3,9	3,0	7,8	8,0	tr	4,6	3,6
20	12,3	1,8	1,7	1,3	5,8	tr	8,8
22	tr	tr	1,0	tr	0,0	0,0	tr
25a,b	1,7	tr	tr	tr	0,0	0,0	tr
	100	100	100	100	100	100	100
mg/g TG	4,09	5,76	2,74	3,58	0,80	2,87	1,39

Tab. 47: PA- Muster und Gesamt- PA- Konzentration der verschiedenen Blütenköpfchenorgane. Angaben in % relativer PA- Gehalt. tr= relativer PA- Gehalt <1%.

PA Nr.	Sproß Nr. 1				Sproß Nr. 2				Sproß Nr. 3			
	Blütenköpfchen	Blatt 1	Blatt 2	Blatt 3	Blütenköpfchen	Blatt 1	Blatt 2	Blatt 3	Blütenköpfchen	Blatt 1	Blatt 2	Blatt 3
3	1,2	tr	tr	tr	2,5	tr	tr	tr	1,5	tr	tr	tr
5	1,9	tr	tr	tr	1,8	tr	1,0	1,0	tr	tr	1,3	tr
7	48,6	82,9	84,8	83,3	62,2	82,6	83,9	82,5	67,2	83,1	83,8	87,0
10	3,9	7,3	5,5	7,6	5,4	7,7	5,2	4,9	2,5	7,6	4,3	3,8
12	6,0	0,0	0,0	0,0	1,6	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0
13	3,5	3,9	3,1	4,0	4,0	3,2	2,8	3,8	3,5	3,0	4,2	4,4
18	25,5	3,4	3,6	2,1	15,7	4,2	4,3	5,0	18,4	2,6	4,2	2,3
22	7,2	tr	tr	tr	3,5	tr	tr	tr	3,9	tr	tr	tr
25a,b	2,4	tr	tr	1,0	1,4	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
26	tr	2,5	3,0	2,0	1,9	2,2	2,8	2,8	2,0	3,7	2,2	2,6
	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100

Tab. 48: PA- Muster der Blätter und Blütenköpfchen an 3 verschiedenen Sprossen derselben Pflanze. Angaben in % relativer PA- Gehalt. tr= relativer PA- Gehalt <1%.

		Pflanze Nr. (Bezeichnung)						
		1	2	3	4	5		
Angaben in mg/ g TG		(10-12/T)	(10-13/T)	(10-22/T)	(10-23/T)	(10-27/T)	Mittelwert	Standard-abweichung
trockenes sonniges Feld	jüngstes Blatt	1,38	3,20	7,41	6,98	4,09	4,61	2,29
	mittleres Blatt	6,81	2,04	5,63	3,25	4,65	4,47	1,69
	ältestes Blatt	1,90	0,47	1,44	6,30	2,79	2,58	2,01
	gesamter oberirdischer Teil	3,73	7,15	2,20	6,12	5,24	4,89	1,75
		Pflanze Nr. (Bezeichnung)						
		1	2	3	4	5		
Angaben in mg/ g TG		(10-4/N)	(10-7/N)	(10-14/N)	(10-15/N)	(10-28/N)	Mittelwert	Standard-abweichung
feuchtes schattiges Feld	jüngstes Blatt	3,78	2,61	4,16	6,07	4,24	4,17	1,11
	mittleres Blatt	1,99	1,26	5,74	2,75	2,39	2,82	1,54
	ältestes Blatt	0,35	1,41	2,97	0,93	0,18	1,17	1,00
	gesamter oberirdischer Teil	1,59	1,25	3,49	2,03	2,38	2,15	0,77

Tab. 49: Gesamt-PA-Konzentrationen [mg/ g TG] der verschieden alten Blätter.

		Pflanze Nr. (Bezeichnung)						
		1	2	3	4	5		
		(10-12/T)	(10-13/T)	(10-22/T)	(10-23/T)	(10-27/T)	Mittelwert	Standard-abweichung
trockenes sonniges Feld	Angaben in mg/ Blatt							
	jüngstes Blatt	27,00	39,32	113,38	64,25	26,57	54,10	32,64
	mittleres Blatt	355,36	101,97	172,18	136,36	65,56	166,29	100,96
	ältestes Blatt	226,97	25,67	73,07	879,18	85,31	258,04	317,75
		Pflanze Nr. (Bezeichnung)						
		1	2	3	4	5		
		(10-4/N)	(10-7/N)	(10-14/N)	(10-15/N)	(10-28/N)	Mittelwert	Standard-abweichung
feuchtes schattiges Feld	Angaben in mg/ Blatt							
	jüngstes Blatt	65,84	8,89	6,65	114,63	11,86	41,58	42,66
	mittleres Blatt	31,05	9,67	54,49	77,20	101,69	54,82	32,56
	ältestes Blatt	5,23	30,28	49,28	43,40	3,09	26,26	19,08

Tab. 50: PA- Gehalt pro Blatt [mg/ Blatt] der verschieden alten Blätter.

trockener, sonniger Standort																										
Alkaloid Nr	junge Blätter								mittlere Blätter								älteste Blätter									
	Pflanze Nr. (Bezeichnung)					Mittelwert (für Summe aller PAs = 100%)	Standard- abweichung	Pflanze Nr. (Bezeichnung)					Mittelwert (für Summe aller PAs = 100%)	Standard- abweichung	Pflanze Nr. (Bezeichnung)					Mittelwert (für Summe aller PAs = 100%)	Standard- abweichung					
	1	2	3	4	5			1	2	3	4	5			1	2	3	4	5							
	(10-12/r)	(10-13/r)	(10-22/r)	(10-23/r)	(10-27/r)			(10-12/r)	(10-13/r)	(10-22/r)	(10-23/r)	(10-27/r)			(10-12/r)	(10-13/r)	(10-22/r)	(10-23/r)	(10-27/r)							
1	tr	0,0	tr	tr	0,0	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	
2	tr	tr	tr	tr	5,0	1,0	2,0	1,0	tr	1,0	tr	1,0	4,5	1,3	1,7	1,3	tr	3,3	tr	2,3	1,2	1,4	1,3	1,4		
3	7,6	22,7	14,5	26,7	36,1	21,5	9,8	21,6	12,2	15,2	5,2	20,0	34,1	17,3	9,6	17,6	1,1	2,9	4,5	10,3	10,3	5,8	3,8	5,8		
4	1,2	tr	1,2	1,5	1,1	1,0	0,5	1,0	tr	1,0	tr	1,3	tr	tr	0,6	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	0,0	tr		
5	4,2	4,8	5,5	3,0	5,5	4,6	0,9	4,6	4,8	1,7	2,1	4,1	4,5	3,4	1,3	3,5	tr	tr	2,6	tr	3,3	1,2	1,5	1,2		
6	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	tr		
7	29,3	31,4	32,5	39,2	20,2	30,5	6,1	30,7	44,6	38,7	49,2	14,5	20,3	33,5	13,7	33,9	71,4	59,3	57,6	64,9	39,5	58,6	10,7	58,7		
8	tr	tr	1,7	1,2	tr	tr	0,7	tr	tr	1,0	tr	2,1	tr	tr	0,8	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	tr		
10	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	1,4	tr	2,1	2,5	tr	1,2	1,0	1,2	7,9	13,3	3,8	7,9	2,0	7,0	3,9	7,0		
11	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	0,0	tr	0,0	tr	tr	0,0	tr	7,4	0,0	tr	tr	0,0	1,5	2,9	1,5		
12	0,0	tr	tr	0,0	tr	tr	0,0	tr	tr	2,7	tr	4,0	tr	1,3	1,7	1,4	0,0	4,8	tr	1,3	3,1	1,8	1,9	1,8		
13	5,3	6,9	0,0	0,0	tr	2,5	3,0	2,5	4,6	7,5	6,5	15,4	2,2	7,2	4,5	7,3	2,6	6,3	8,6	3,0	2,9	4,7	2,4	4,7		
12	tr	0,0	tr	tr	0,0	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	0,0	0,0	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	
15	tr	0,0	tr	0,0	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	0,0	0,0	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	
16	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	tr	0,0	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	tr	tr	0,0	tr	0,0	tr	
18	49,4	23,1	29,9	27,1	13,3	28,6	11,8	28,7	23,7	18,7	29,5	22,2	20,1	22,8	3,8	23,1	5,6	7,1	16,4	7,6	24,2	12,2	7,1	12,2		
19	0,0	0,0	tr	tr	0,0	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	0,0	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	
20	0,0	0,0	tr	tr	0,0	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	0,0	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	
22	tr	0,0	0,0	tr	0,0	tr	0,0	tr	tr	tr	1,1	tr	tr	tr	0,5	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	
24	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		
25a	2,9	11,1	14,7	1,1	18,7	9,7	6,8	9,8	8,7	12,5	4,3	13,0	14,3	10,5	3,7	10,7	4,1	3,1	5,4	2,8	13,6	5,8	4,0	5,8		
26	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	0,0	0,0	tr	tr	tr	1,1	tr	tr	tr	0,4	tr	
	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	99,4		100	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	98,7		100	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	99,8		100		
feuchter, schattiger Standort																										
Alkaloid Nr	junge Blätter								mittlere Blätter								älteste Blätter									
	Pflanze Nr. (Bezeichnung)					Mittelwert (für Summe aller PAs = 100%)	Standard- abweichung	Pflanze Nr. (Bezeichnung)					Mittelwert (für Summe aller PAs = 100%)	Standard- abweichung	Pflanze Nr. (Bezeichnung)					Mittelwert (für Summe aller PAs = 100%)	Standard- abweichung					
	1	2	3	4	5			1	2	3	4	5			1	2	3	4	5							
	(10-4/r)	(10-7/r)	(10-14/r)	(10-15/r)	(10-28/r)			(10-4/r)	(10-7/r)	(10-14/r)	(10-15/r)	(10-28/r)			(10-4/r)	(10-7/r)	(10-14/r)	(10-15/r)	(10-28/r)							
1	tr	0,0	tr	tr	0,0	tr	0,0	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	tr	tr	tr	tr	0,0	0,0	tr	
2	tr	tr	1,4	tr	tr	tr	0,6	tr	tr	2,4	tr	tr	tr	tr	1,0	tr	tr	tr	tr	tr	4,7	tr	1,9	tr		
3	13,5	20,7	38,6	18,6	13,1	20,9	9,3	21,4	2,1	17,8	35,9	1,7	3,3	12,2	13,3	12,5	tr	tr	6,6	4,2	14,0	5,0	5,2	5,1		
4	tr	tr	3,1	tr	1,3	tr	1,2	tr	tr	1,4	tr	tr	tr	tr	0,6	tr	tr	tr	tr	tr	3,6	tr	1,4	tr		
5	3,0	tr	10,0	20,1	tr	6,6	7,7	6,8	tr	tr	3,5	3,2	1,6	1,7	1,5	1,7	0,0	tr	tr	2,1	0,0	tr	0,8	tr		
6	tr	0,0	0,0	tr	0,0	tr	0,0	tr	tr	tr	1,0	tr	tr	tr	0,4	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	0,0	0,0	tr		
7	19,7	17,8	16,3	18,0	25,7	19,5	3,3	20,0	46,8	29,0	18,0	41,0	46,0	36,2	11,1	37,2	40,1	34,8	40,3	53,2	40,0	41,7	6,1	42,6		
8	1,1	1,0	tr	tr	tr	tr	0,5	tr	tr	2,4	1,2	tr	tr	tr	1,0	tr	5,2	tr	tr	tr	tr	1,0	2,1	1,1		
10	tr	tr	tr	1,2	0,0	tr	0,5	tr	6,7	tr	tr	2,0	3,0	2,3	2,5	2,4	18,2	5,7	tr	14,7	tr	7,7	7,5	7,9		
11	2,4	0,0	0,0	tr	0,0	tr	1,0	tr	0,0	0,0	3,6	tr	0,0	tr	1,4	tr	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	tr	0,0	tr		
12	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,4	tr	0,9	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		
13	4,5	7,6	tr	3,4	tr	3,1	2,9	3,2	8,2	tr	4,2	6,0	4,9	4,6	2,7	4,8	14,2	6,9	6,6	8,8	tr	7,3	4,6	7,5		
12	tr	0,0	0,0	tr	0,0	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	0,0	tr		
15	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	tr	tr	0,0	0,0	0,0	tr	tr	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		
16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		
18	49,1	36,5	26,4	34,5	38,2	36,9	7,3	37,8	28,3	40,2	27,3	39,7	32,5	33,6	5,5	34,6	18,8	40,8	37,6	14,5	32,6	28,9	10,4	29,5		
19	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	tr	tr	0,0	0,0	tr	tr	tr	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	tr	tr	0,0	0,0	0,0	tr	
20	tr	0,0	0,0	tr	0,0	tr	0,0	tr	tr	0,0	0,0	tr	tr	tr	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	tr	tr	0,0	0,0	0,0	tr	
22	tr	0,0	0,0	tr	12,7	2,5	5,1	2,6	0,0	0,0	tr	tr	tr	tr	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	tr	tr	0,0	0,0	0,0	tr	
24	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		
25a	6,7	16,4	4,2	4,2	9,0	8,1	4,5	8,3	8,0	8,2	4,9	5,5	6,3	6,6	1,3	6,8	3,5	11,7	8,9	2,5	5,1	6,3	3,5	6,5		
26	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	tr	tr	0,0	0,0	tr	tr	tr	0,0	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	0,0	0,0	tr	
	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	97,7		100	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	97,1		100	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	97,9		100		

Tab. 51: Einfluß des Blattalters auf das PA- Muster in Blättern von Rosettenpflanzen (Klon 10).

Angaben in % relativer PA- Gehalt. tr= relativer PA- Gehalt <1%.

Entwicklungs- stadium	Trockengewicht Blütenköpfchen in µg		
	Pflanze 1	Pflanze 2	Pflanze 3
1	12,50		13,55
2	15,80		15,43
3	17,80		16,64
4	19,70	13,40	16,34
5	20,80	13,55	17,69
6	22,00	13,84	20,18
7	21,60	14,45	18,30
8	22,90	15,95	19,62
9	22,40	17,58	22,30
10		21,80	24,86
11		14,00	14,40

Tab. 52: Veränderung der Biomasse der Blütenköpfchen in den verschiedenen Entwicklungsstadien.

Entwicklungs- stadium	µg/Blütenköpfchen			Entwicklungs- stadium	mg/g TG		
	Pflanze1	Pflanze2	Pflanze3		Pflanze1	Pflanze2	Pflanze3
1	40,93		18,26	1	3,27		1,30
2	35,35		22,96	2	2,24		1,53
3	58,96		23,77	3	3,31		1,43
4	62,15	25,16	28,61	4	3,15	1,88	1,79
5	66,51	31,33	29,71	5	3,20	2,24	1,65
6	81,94	37,57	42,22	6	3,72	2,68	2,11
7	93,75	32,25	40,81	7	4,34	2,30	2,45
8	79,11	44,73	52,75	8	3,45	2,80	2,64
9	43,00	45,37	47,03	9	1,92	2,52	2,04
10		53,68	17,95	10		2,46	0,72
11		44,56		11		3,18	

Tab. 53: Veränderung des PA- Gehaltes (in µg/Blütenköpfchen) und der PA- Konzentration (in mg/ g TG) der Blütenköpfchen in den verschiedenen Entwicklungsstadien

Pflanze 1	Entwicklungsstadium Nr.										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Seneciphyllin (PA 3)	7,36	2,49	11,59	11,28	14,28	14,07	13,20	7,32	2,03	3,84	3,41
Jacobin (PA 7)	67,84	70,73	65,53	63,56	60,16	58,39	62,60	65,09	64,88	68,22	64,42
Jacozin (PA 13)	13,52	15,47	11,91	13,04	13,95	13,10	13,01	15,79	20,06	12,92	17,79
Jacolin (PA 10)	3,54	4,36	3,29	3,12	3,13	3,91	3,51	5,42	7,47	8,15	6,89
Acetyljacolin (PA 26)	2,46	1,61	2,46	2,41	2,54	2,34	2,69	3,09	3,72	4,64	1,39
Pflanze 2	Entwicklungsstadium Nr.										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Seneciphyllin (PA 3)				10,90	12,58	15,49	12,85	14,14	18,96	7,60	14,65
Integerimin (PA 5)				2,97	3,02	3,72	2,90	3,00	3,45	2,12	2,97
Jacobin (PA 7)				60,96	58,01	54,99	57,13	59,00	53,23	61,15	59,04
Jacozin (PA 13)				16,22	8,38	4,26	8,35	12,86	14,89	10,80	12,97
Jacolin (PA 10)				3,50	3,83	4,98	4,93	5,47	4,94	7,24	5,24
Jacolin (PA 12)				0,96	5,57	11,37	8,44	2,04	1,17	5,99	1,78
Pflanze 3	Entwicklungsstadium Nr.										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Seneciphyllin (PA 3)	3,01	11,31	1,82	5,67	6,91	7,74	8,52	6,36	3,30	4,83	
Jacobin (PA 7)	63,50	61,40	70,71	64,22	71,11	62,19	63,09	68,45	67,15	68,66	
Jacozin (PA 13)	10,95	20,30	16,97	16,56	15,14	10,02	15,29	14,69	19,17	18,18	
Jacolin (PA 10)	1,45	tr	2,92	3,68	2,05	2,91	3,24	5,37	5,82	4,38	
Acetyl-seneciphyllin (PA 11)	8,87	3,15	1,66	2,95	tr	2,84	2,90	tr	4,56	1,15	
Jacolin (PA 12)	8,19	tr	2,55	3,07	tr	9,43	2,50	2,51	tr	1,05	

Tab. 54: Veränderung des PA- Musters im Laufe der Blütenköpfchen- Entwicklung. Angaben in % relativer PA- Gehalt. tr= relativer PA- Gehalt <1%.

Tage ab Versuchsbeginn	Pflanze Nr.					
	Pflanze 1	Pflanze 2	Pflanze 3	Pflanze 4	Pflanze 5	Pflanze 6
0	26,60					
2	23,80			21,10		
7	22,60			24,80	22,70	29,50
8	22,10			25,50	20,60	31,50
15	22,70	20,30	17,50	22,90	20,40	30,10
22	22,10	19,10	19,20	23,00	23,80	27,20
29	20,90	18,50	22,50	24,00	22,90	26,50
37		16,50	17,50		22,90	
42		13,50	12,80			
cv (%)	7,34	13,55	17,52	6,08	5,69	6,40

Tab. 55: Veränderung in der Biomasse von Blütenköpfchen über die gesamte Vegetationsperiode hinweg. Angaben in mg/g TG. Tag 0 = 20.06.2000, Tag 42 = 01.08.2000.

Pflanze Nr.	Tage ab Versuchsbeginn	relativer PA- Gehalt [%]					Gesamt-PA-Konzentration [mg/g TG]
		Senecionin (PA 2)	Seneci-phyllin (PA 3)	Jacobin (PA 7)	Jacozin (PA 13)	Erucifolin (PA 18)	
1	0	1,88	6,00	60,77	15,45	0,00	1,63
	2	1,55	3,43	67,98	11,84	1,51	1,57
	7	2,14	6,93	58,03	17,56	tr	1,83
	8	1,98	7,59	59,45	21,81	0,00	1,10
	15	2,32	6,78	59,56	14,55	tr	1,74
	22	3,51	8,10	60,93	17,69	0,00	1,27
2	29	3,56	11,35	53,30	14,95	tr	1,63
	15	0,10	4,42	66,30	6,33	11,03	2,37
	22	1,19	6,68	64,29	7,41	12,11	2,16
	29	0,10	8,65	55,86	7,01	14,20	2,63
	37	0,10	7,70	65,45	8,19	9,18	1,38
3	42	1,47	7,57	60,81	7,21	11,75	2,12
	15	1,56	1,88	56,94	1,95	28,37	1,44
	22	3,54	3,25	54,53	2,63	28,32	1,46
	29	2,55	2,86	57,59	2,64	24,91	1,27
4	37	1,48	1,89	66,35	2,84	18,35	1,36
	2	1,65	6,77	69,56	10,09	tr	2,75
	7	1,35	7,77	62,00	16,18	tr	3,03
	8	1,24	5,01	68,05	12,69	tr	2,09
	15	1,44	7,06	62,03	15,53	tr	2,02
	22	3,23	10,07	59,50	16,33	tr	2,18
5	29	2,96	9,16	68,04	9,64	tr	1,35
	7	1,19	3,81	59,29	6,68	18,52	2,51
	8	2,45	7,59	53,25	7,99	20,89	1,84
	15	1,52	1,95	57,33	4,07	25,61	1,73
	22	4,14	2,29	47,52	1,59	32,76	1,75
	29	2,47	1,69	42,78	1,54	36,21	2,29
6	37	1,23	0,30	61,72	2,10	25,93	1,78
	7	2,27	6,58	63,96	11,81	tr	1,68
	8	1,41	6,35	61,12	17,23	0,98	1,42
	15	2,58	6,29	68,36	12,88	0,00	1,43
	22	4,08	8,91	62,93	14,85	tr	1,26
	29	7,69	10,34	59,94	7,32	tr	1,40

Tab. 56: Veränderung in den Gesamt-PA-Konzentrationen und den relativen PA- Gehalten von Blütenköpfchen des Entwicklungsstadiums 5 über die gesamte Blütezeit hinweg.
tr= relativer PA- Gehalt <1%

Organ	Datum	Uhrzeit	relativer PA- Gehalt [%]								mg/g TG	µg pro Blütenköpfchen
			Senecionin (PA Nr.2)	Seneciophyllin (PA Nr.3)	Integerrimin (PA Nr.5)	Jacobin (PA Nr.7)	Jacolin (PA Nr.10)	Jacozin (PA Nr.13)	Erucifolin (PA Nr. 18)	Jacobin (PA Nr. 7+ Erucifolin (PA Nr. 18))		
Blütenköpfchen	9.8.2000	18.00	2,40	3,87	3,85	66,49	4,08	6,81	12,49	78,99	2,01	43,28
	9.8.2000	24.00	2,19	5,62	4,38	61,28	3,49	7,45	15,59	76,87	2,21	50,17
	10.8.2000	06.00	2,38	3,82	3,91	67,72	2,85	6,94	12,37	80,09	1,80	39,26
	10.8.2000	12.00	2,76	4,75	4,56	60,95	3,97	6,30	16,71	77,66	2,34	52,79
	10.8.2000	18.00	2,39	2,51	3,23	71,83	3,49	6,00	10,56	82,39	1,69	37,35
	10.8.2000	24.00	2,79	4,04	3,45	68,30	2,98	6,85	11,60	79,90	1,54	34,07
	11.8.2000	06.00	2,10	2,60	3,50	71,80	3,70	6,20	10,20	82,00	1,51	30,79
	11.8.2000	12.00	2,68	4,07	4,31	65,27	3,10	6,75	13,81	79,08	2,07	46,05
Blätter	11.8.2000	18.00	2,97	4,60	3,64	65,66	3,35	6,40	13,38	79,04	2,42	55,02
	9.8.2000	18.00	tr	tr	0,00	82,02	6,15	9,01	2,82	84,84	3,10	
	9.8.2000	24.00	tr	tr	0,00	83,03	6,92	8,56	1,49	84,52	4,73	
	10.8.2000	06.00	tr	tr	0,00	83,55	6,19	7,56	2,70	86,26	7,12	
	10.8.2000	12.00	tr	tr	0,00	84,90	5,74	7,75	1,81	86,51	7,70	
	10.8.2000	18.00	tr	tr	0,00	83,82	6,96	7,43	1,79	85,61	3,99	
	10.8.2000	24.00	tr	tr	0,00	83,39	6,39	8,03	2,19	85,58	4,22	
	11.8.2000	06.00	tr	tr	0,00	84,74	5,95	7,57	1,73	86,47	7,59	
	11.8.2000	12.00	tr	tr	0,00	81,07	8,64	9,29	1,00	82,07	5,09	
	11.8.2000	18.00	tr	tr	0,00	82,74	8,17	7,57	1,52	84,26	4,93	

Tab. 57: PA- Schwankungen in Blütenköpfchen und Blättern im Tagesverlauf.
tr= relativer PA- Gehalt <1%

Organ	Pflanze Nr.	Datum	Uhrzeit	PA 2	PA 3	PA 5	PA 7	PA 10	PA 13	PA 18	Gesamt-PA-Konzentration (mg/g TG)
Blütenköpfchen	1	27.7.2000	20.30	3,45	19,22	5,79	54,14	2,27	11,18	tr	1,96
		28.7.2000	2.30	3,44	5,36	5,77	67,65	2,31	12,11	tr	1,31
		28.7.2000	8.30	3,46	23,29	5,47	51,80	2,10	10,22	tr	1,69
		28.7.2000	14.30	3,83	21,11	5,27	54,75	2,13	9,14	tr	1,79
		28.7.2000	20.30	3,19	23,56	5,60	54,12	1,62	10,76	tr	1,62
	2	27.7.2000	20.30	3,57	4,98	5,92	51,50	2,15	2,78	24,99	2,92
		28.7.2000	2.30	2,74	4,08	3,62	64,74	1,70	4,46	17,19	2,32
		28.7.2000	8.30	2,65	4,22	5,18	58,61	2,25	3,02	22,61	2,26
		28.7.2000	14.30	2,75	5,48	5,94	49,76	2,63	3,07	27,49	3,21
		28.7.2000	20.30	3,11	5,22	5,52	51,65	1,84	2,76	27,31	3,38
	3	27.7.2000	20.30	2,04	7,35	6,49	47,76	1,85	6,09	27,11	2,61
		28.7.2000	2.30	1,98	6,36	5,42	52,56	1,85	5,14	23,81	2,17
		28.7.2000	8.30	1,62	7,29	6,16	46,60	1,40	5,58	28,88	2,70
		28.7.2000	14.30	1,77	6,82	6,27	47,55	1,53	4,79	28,77	2,15
		28.7.2000	20.30	1,54	7,48	6,14	45,95	2,70	5,07	27,50	2,73
Blätter	1	27.7.2000	20.30	tr	tr	tr	78,44	6,17	9,54	0,00	1,90
		28.7.2000	2.30	tr	tr	tr	80,63	7,82	9,44	0,00	1,82
		28.7.2000	8.30	tr	1,20	tr	78,59	8,54	9,32	tr	1,60
		28.7.2000	14.30	tr	1,43	tr	82,40	5,95	8,24	tr	4,31
		28.7.2000	20.30	tr	1,54	tr	81,16	5,18	10,04	tr	5,63
	2	27.7.2000	20.30	tr	tr	1,12	82,53	5,50	1,65	7,96	5,62
		28.7.2000	2.30	tr	tr	1,50	84,63	5,34	1,48	6,05	2,93
		28.7.2000	8.30	tr	tr	1,43	81,54	6,51	1,25	7,99	1,96
		28.7.2000	14.30	tr	tr	1,06	86,78	4,65	2,35	5,17	3,28
		28.7.2000	20.30	tr	tr	1,27	84,84	4,82	1,86	7,20	3,23
	3	27.7.2000	20.30	tr	tr	tr	86,14	3,93	6,42	1,86	5,11
		28.7.2000	2.30	tr	tr	tr	84,24	4,47	8,60	1,65	7,63
		28.7.2000	8.30	tr	tr	tr	89,08	tr	7,59	2,04	6,14
		28.7.2000	14.30	tr	tr	tr	83,32	3,14	8,97	4,57	9,72
		28.7.2000	20.30	tr	tr	tr	82,73	3,81	8,83	3,31	11,44

Tab. 58: Veränderung in den Gesamt- PA- Konzentrationen und den relativen PA- Gehalten von Blütenköpfchen und Blättern über einen Zeitraum von 24h hinweg. Untersuchung an 3 Pflanzen. Angaben in % relativer PA- Gehalt. tr= relativer PA- Gehalt <1%.

Alkaloid Nr.	Pflanze Nr.									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
2	1	tr	2	tr	2	tr	tr	tr	1	tr
3	2	14	12	6	10	13	4	11	11	4
4	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
5	2	tr	3	tr	4	2	1	4	2	4
7	34	31	40	49	53	35	59	34	34	28
8	tr	0	tr	tr	tr	tr	tr	0	tr	0
10	4	17	6	8	6	3	7	6	7	5
12	13	25	23	19	4	18	16	20	26	27
13	2	9	10	11	16	16	13	18	9	3
14	tr	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15	tr	0	tr	tr	tr	tr	0	0	tr	tr
17	1	tr	tr	1	2	3	tr	3	3	0
18	32	0	0	0	0	0	0	0	0	26
20	tr	4	4	4	tr	7	tr	3	4	tr
21	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
22	2	tr	tr	1	tr	2	tr	1	1	2
24	tr	0	tr	tr	tr	tr	tr	0	2	0
25a	6	tr	tr	tr	3	tr	tr	tr	tr	2
26	tr	0	tr	1	0	tr	tr	0	tr	0
27	0	0	tr	0	0	tr	tr	0	tr	0
28	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0	tr	0
	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
mg/ g TG										
	2,01	0,53	1,52	0,70	1,14	2,39	0,80	0,45	1,69	1,57

Tab. 59: PA-Muster und PA-Konzentration der Blütenköpfchen von den 10 Pflanzen der Population am Standort bei Hannover. Ernte am 07.10.1997. Angaben in % relativer PA- Gehalt. tr= relativer PA- Gehalt <1%.

Population Nr.	Pflanze Nr. 1	Pflanze Nr. 2	Pflanze Nr. 3	\bar{x}	s
9	8,01	6,69	4,73	6,48	1,65
20	5,54	3,63	5,91	5,02	1,22
23	6,51	2,60	4,20	4,44	1,96
24	4,43	4,51	4,15	4,36	0,19
25	5,56	6,17	5,50	5,74	0,37
26	4,49	3,19	2,50	3,39	1,01
41	4,91	8,48	3,35	5,58	2,63
44	4,51	3,59	4,02	4,04	0,46
45	4,32	1,52	3,47	3,10	1,44
52	4,01	3,85		3,93	0,12
58	3,49	3,63	6,86	4,66	1,91
63	4,13	2,84	6,78	4,58	2,01
73	9,37	7,79	5,55	7,57	1,92
74	9,49	4,02	6,89	6,80	2,74
77	6,20	4,49	6,14	5,61	0,97
81	4,63	2,36	6,14	4,38	1,90
87	3,31	5,42	7,45	5,39	2,07
89	5,82	7,47	6,50	6,60	0,83
95	5,02	5,19		5,10	0,12
140	3,70	9,40	3,71	5,60	3,29
143	3,97	7,06	12,39	7,81	4,26
154	3,58	5,82	3,98	4,46	1,20

Tab. 60: Konzentration in den Blütenköpfchen (Entwicklungsstadium 5) verschiedener Populationen.

\bar{x} = Mittelwert, s= Standardabweichung.

Alkaloid Nr.	Pflanze Nr.																		x	s
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18		
1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
2	7	5	3	2	5	4	2	6	4	4	5	4	2	4	5	2	5	4	4,0	1,4
3	18	21	6	5	16	13	15	7	9	6	13	9	15	5	10	8	4	7	10,6	4,9
4	tr	tr	tr	tr	0	tr	0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
5	8	5	2	1	4	3	4	3	3	4	5	4	3	5	3	2	2	2	3,5	1,5
7	53	55	60	73	59	62	55	65	64	73	52	64	49	64	65	70	70	71	63,0	7,2
13	10	12	14	11	11	14	15	13	10	8	12	9	15	3	10	15	8	9	11,1	3,1
10	3	2	5	5	4	3	4	5	6	6	3	2	2	4	5	4	5	6	4,1	1,3
14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	tr	0	tr	tr	tr
12	tr	tr	5	tr	1	1	3	2	tr	0	5	6	7	9	3	tr	4	tr	2,7	2,8
18	0	0	0	tr	0	0	0	0	tr	0	0	0	0	5	0	0	0	0	tr	tr
20	tr	tr	6	0	tr	tr	tr	tr	tr	0	4	2	7	tr	tr	tr	tr	tr	1,0	2,1
21	0	tr	0	tr	tr	0	0	0	0	tr	0	tr	0	0	tr	0	tr	tr	tr	tr
24	tr	tr	tr	3	tr	0	0	tr	3	tr	tr	0	0	0	0	tr	1	tr	tr	tr
25a,b	1	tr	tr	tr	tr	tr	2	tr	tr	1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
28	0	0	0	0	tr	tr	0	0	tr	0	tr	tr	tr	tr	0	0	tr	0	tr	tr
	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
mg/g TG	4,54	2,85	2,10	4,08	2,24	2,99	3,77	2,75	4,50	3,49	2,87	4,52	3,14	3,01	2,74	3,55	3,29	2,63		
µg/ Blüten- köpfchen	78,41	48,43	39,82	98,00	44,82	62,78	67,88	52,26	94,46	76,82	60,28	94,92	78,40	60,22	52,15	78,02	59,18	57,90		

Tab. 61: PA- Muster und Gesamt-PA- Konzentration von Blütenköpfchen der 18 F1- Pflanzen. Angaben in % relativer PA- Gehalt. tr= relativer PA- Gehalt <1%, \bar{x} = Mittelwert, s= Standardabweichung.

Alkaloid Nr.	Pflanze Nr.							\bar{x}	s
	1	2	3	4	5	6	7		
1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
2	3	6	7	9	10	10	6	7,3	2,3
3	5	7	8	11	9	8	6	7,9	1,7
4	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
5	4	5	6	7	5	6	5	5,2	1,0
7	67	61	59	55	52	57	63	59,3	4,8
13	4	3	3	3	4	4	3	3,5	0,5
10	tr	3	2	3	6	3	3	2,8	1,5
14	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
12	0	1	0	tr	0	tr	0	tr	tr
18	16	14	14	13	15	12	14	14,0	1,3
20	tr	0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
21	0	tr	0	0	0	tr	0	tr	tr
24	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
25a,b	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
28	0	0	0	0	0	tr	0	tr	tr
	100	100	100	100	100	100	100	100	
mg/g TG	3,64	3,33	3,17	3,29	3,37	3,45	2,93		
µg/ Blüten- köpfchen	47,28	49,89	47,51	52,70	47,21	55,26	49,74		

Tab. 62: PA- Muster und Gesamt-PA- Konzentration von Blütenköpfchen der 7 Pflanzen eines Klonen. Angaben in % relativer PA- Gehalt. tr= relativer PA- Gehalt <1%, \bar{x} = Mittelwert, s= Standardabweichung.

Population Nr.	Pflanze	PA Nr.																								
		1	2	3	4	5	7	8	13	10	11	12	15	17	18	20	21	22	24	25 a	26	27	28			
9	a	tr	16	38	tr	7	27	tr	4	2	tr	tr	1	tr	5	0	0	tr	tr	tr	tr	0	0	100		
	b	tr	8	6	tr	7	43	tr	4	6	tr	5	1	tr	17	tr	tr	tr	tr	2	tr	0	0	100		
	c	tr	7	9	1	10	41	tr	2	3	tr	2	3	tr	18	tr	tr	1	0	1	2	0	tr	100		
20	a	tr	14	28	1	10	31	tr	5	2	1	1	tr	1	6	0	0	tr	tr	tr	tr	0	0	100		
	b	tr	5	46	3	8	22	3	8	1	tr	2	tr	1	0	tr	0	tr	tr	tr	tr	0	0	100		
	c	tr	10	27	2	7	25	tr	7	5	tr	tr	tr	tr	16	tr	tr	tr	0	tr	tr	0	0	100		
23	a	tr	7	35	1	7	13	tr	4	tr	tr	tr	2	3	27	tr	tr	1	0	1	tr	tr	0	100		
	b	tr	15	9	tr	8	49	tr	5	4	1	2	1	4	0	0	0	tr	tr	tr	1	0	0	100		
	c	tr	11	24	tr	8	33	tr	4	3	tr	1	1	tr	14	0	0	tr	tr	1	tr	0	0	100		
24	a	tr	7	27	1	4	40	tr	6	3	tr	1	tr	4	0	0	2	2	tr	tr	2	tr	tr	100		
	b	tr	7	31	1	8	35	1	7	3	tr	tr	2	2	0	0	tr	1	tr	tr	1	tr	0	100		
	c	tr	5	43	3	6	26	2	7	2	tr	tr	tr	6	0	0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0	100		
25	a	tr	6	23	1	7	34	tr	6	6	tr	tr	tr	3	13	tr	tr	1	tr	tr	tr	tr	0	100		
	b	tr	12	34	1	5	35	tr	5	3	1	2	1	2	0	0	tr	tr	0	tr	tr	0	0	100		
	c	tr	9	37	2	8	29	tr	6	7	tr	1	tr	tr	0	0	0	tr	0	tr	tr	0	0	100		
26	a	tr	14	31	1	6	37	tr	6	3	tr	1	2	0	0	tr	0	tr	tr	tr	tr	0	0	100		
	b	tr	12	30	1	6	36	tr	6	3	tr	1	2	3	0	0	tr	tr	0	tr	tr	tr	0	100		
	c	tr	10	25	tr	6	28	tr	4	1	tr	tr	3	5	16	tr	0	2	0	tr	1	tr	0	100		
41	a	tr	3	8	1	5	24	tr	3	3	tr	tr	2	2	39	tr	tr	3	tr	2	2	0	3	100		
	b	tr	15	8	tr	8	37	tr	1	3	tr	3	1	tr	23	tr	tr	tr	0	tr	tr	0	tr	100		
	c	tr	3	31	tr	7	21	tr	3	tr	tr	1	4	8	18	tr	tr	5	tr	tr	tr	0	0	100		
44	a	tr	7	11	1	7	39	tr	7	6	1	1	tr	0	19	tr	0	tr	0	tr	tr	0	0	100		
	b	tr	15	19	2	8	30	tr	3	1	tr	4	3	2	12	tr	0	0	0	tr	tr	0	0	100		
	c	tr	5	26	2	7	27	1	7	2	tr	2	tr	tr	20	tr	0	tr	0	1	tr	0	0	100		
45	a	tr	13	22	tr	6	30	tr	2	2	tr	2	2	2	17	tr	0	1	0	tr	tr	0	0	100		
	b	tr	12	9	tr	5	57	tr	tr	4	tr	tr	tr	tr	10	0	0	tr	0	tr	4	0	0	100		
	c	tr	16	14	1	5	28	tr	5	5	tr	tr	2	3	17	tr	0	1	tr	1	1	0	0	100		
52	a	tr	6	10	tr	4	38	tr	1	5	tr	1	2	1	24	0	tr	3	0	2	2	0	tr	100		
	b	tr	3	22	2	3	41	tr	7	6	tr	2	2	7	tr	tr	tr	3	tr	tr	1	3	tr	100		
58	a	tr	9	24	4	10	35	tr	4	2	tr	tr	2	4	0	0	tr	2	0	1	1	0	0	100		
	b	tr	8	8	2	9	45	tr	2	3	tr	6	1	2	9	tr	tr	3	0	1	0	0	tr	100		
	c	tr	13	21	1	6	38	tr	3	4	tr	2	2	1	7	tr	tr	tr	0	tr	tr	2	tr	100		
63	a	tr	6	29	1	8	39	tr	7	3	tr	4	1	3	tr	tr	0	tr	0	tr	tr	0	0	100		
	b	tr	8	24	1	10	40	tr	7	1	tr	2	2	3	0	0	0	tr	0	tr	1	0	0	100		
	c	tr	12	39	2	10	25	tr	5	2	1	2	2	1	0	tr	0	tr	0	tr	tr	0	0	100		
73	a	tr	8	18	1	7	32	tr	3	3	1	2	1	3	20	0	0	tr	0	1	tr	tr	0	100		
	b	tr	8	27	2	9	30	tr	5	4	tr	1	tr	1	14	tr	tr	tr	0	tr	tr	0	tr	100		
	c	tr	6	9	tr	8	49	tr	2	4	tr	7	tr	tr	15	tr	0	tr	0	tr	0	0	tr	100		
74	a	tr	10	32	1	8	38	tr	7	3	tr	tr	tr	1	0	tr	tr	tr	0	tr	tr	tr	tr	100		
	b	tr	13	16	1	8	32	tr	2	4	tr	9	2	tr	9	1	tr	tr	0	1	tr	2	tr	100		
	c	tr	7	28	1	8	20	tr	4	2	tr	tr	4	4	17	0	tr	2	0	1	2	tr	tr	100		
77	a	tr	14	20	tr	7	20	tr	1	3	tr	tr	3	1	29	tr	0	2	0	1	tr	0	tr	100		
	b	tr	11	32	tr	6	35	tr	6	3	tr	tr	2	2	tr	tr	tr	1	0	tr	2	0	0	100		
	c	tr	15	29	tr	7	32	tr	4	3	tr	tr	3	4	tr	0	0	2	0	tr	2	0	0	100		
81	a	tr	10	21	tr	6	39	tr	4	3	tr	tr	3	2	9	0	0	2	0	tr	1	0	0	100		
	b	tr	3	8	tr	5	47	tr	3	4	tr	3	6	4	9	0	0	2	0	1	4	0	0	100		
	c	tr	16	31	tr	8	35	tr	4	2	tr	tr	2	tr	tr	tr	0	1	0	tr	tr	0	0	100		
87	a	tr	9	33	1	7	40	tr	6	3	tr	tr	tr	2	tr	0	tr	tr	0	tr	tr	0	0	100		
	b	tr	11	13	tr	5	37	tr	2	5	tr	2	3	2	15	tr	tr	3	0	1	1	0	tr	100		
	c	tr	15	15	1	9	38	tr	2	3	tr	tr	2	tr	14	tr	0	tr	0	1	tr	0	0	100		
89	a	tr	10	10	2	6	44	tr	4	6	tr	tr	2	tr	17	tr	0	tr	0	tr	1	0	0	100		
	b	tr	4	8	tr	3	65	tr	6	6	1	tr	1	1	tr	0	0	2	tr	tr	1	tr	tr	100		
	c	tr	12	19	tr	7	26	tr	2	2	tr	3	1	tr	23	tr	tr	1	0	2	tr	0	tr	100		
95	b	tr	18	17	tr	7	42	tr	2	3	tr	4	2	tr	0	tr	tr	1	tr	tr	2	tr	tr	100		
	c	tr	12	23	tr	6	37	tr	3	4	1	2	4	3	0	0	0	1	0	tr	2	2	tr	100		
140	a	tr	8	13	1	6	36	tr	3	3	tr	tr	5	3	11	tr	tr	4	0	1	6	0	0	100		
	b	tr	10	19	1	7	29	tr	2	4	tr	2	3	3	13	0	tr	3	tr	2	tr	2	2	100		
	c	tr	8	28	4	8	31	1	6	2	tr	1	2	4	0	0	tr	1	0	1	1	0	0	100		
143	a	tr	9	8	tr	5	43	tr	2	4	tr	2	3	1	16	tr	0	1	0	tr	4	0	tr	100		
	b	tr	12	33	tr	4	24	tr	2	2	tr	2	3	4	10	tr	tr	1	tr	2	tr	0	0	100		
	c	tr	9	36	1	4	25	tr	6	2	tr	1	3	8	tr	tr	tr	2	0	tr	1	tr	1	100		
154	a	tr	1	13	3	3	46	tr	10	6	tr	tr	tr	3	13	tr	0	2	0	tr	tr	0	0	100		
	b	tr	2	15	tr	4	48	tr	8	6	1	4	1	5	0	0	tr	3	0	tr	2	tr	0	100		
	c	tr	tr	17	tr	5	48	3	19	5	tr	1	0	3	0	0	0	tr	0	tr	tr	0	0	100		

Tab. 63: PA- Muster in den Blütenköpfchen (Entwicklungsstadium 5) der Pflanzen unterschiedlicher Populationen des Naturschutzgebietes Meijndel, Niederlande. Angaben in % relativer PA-Anteil. tr = relativer PA- Gehalt <1%.

Klon	n	Rosetten- durchmesser [cm]			Blattzahl		
		\bar{x}	s	cv	\bar{x}	s	cv
3	16	34,1	7,9	23,2	5,4	1,6	29,8
10	19	17,1	5,9	34,8	5,8	2,5	43,6
16	8	11,3	4,3	38,2	2,9	0,8	27,2
19	19	27,8	8,7	31,3	3,6	1,4	38,8

Tab. 64: Morphologische Variabilität der Rosettenpflanzen am Standort FS, geerntet an 07.07.2000.
n= Anzahl der untersuchten Pflanzen, \bar{x} = Mittelwert, s= Standardabweichung, cv= relative Standardabweichung.

Klon	n	Sproßzahl			Sproßhöhe [cm]			Blattzahl			Blütenzahl		
		\bar{x}	s	cv	\bar{x}	s	cv	\bar{x}	s	cv	\bar{x}	s	cv
3	14	1,6	1,1	67,5	33,1	11,9	36,1	36,4	22,4	61,5	98,8	67,6	68,5
10	7	1,7	0,9	51,4	26,0	12,2	46,8	31,0	15,6	50,5	82,4	49,4	59,9
16	2	1,0	0,0	0,0	7,0	2,0	28,6	12,5	0,5	4,0	7,0	5,0	71,4
19	9	1,3	0,7	52,9	31,6	12,5	39,7	27,4	16,4	59,7	77,7	65,1	83,8

Tab. 65: Morphologische Variabilität der blühenden Pflanzen am Standort TS, geerntet an 07.07.2000.
n= Anzahl der untersuchten Pflanzen, \bar{x} = Mittelwert, s= Standardabweichung, cv= relative Standardabweichung.

Klon 3						
Pflanze Nr.	Biomasse [TG in g]			Gesamt-PA- Konzentration [mg/ g TG]		
	Gesamte Pflanze	Wurzel	Blätter	Gesamte Pflanze	Wurzel	Blätter
1	0,92	0,36	0,56	2,74	3,09	2,58
2	0,15	0,07	0,08	1,94	2,81	1,25
3	0,94	0,27	0,68	1,44	2,13	1,21
4	0,30	0,10	0,21	2,53	4,05	1,83
5	0,62	0,22	0,40	3,33	6,39	1,76
6	1,73	0,51	1,22	2,64	4,27	2,04
7	1,25	0,46	0,79	1,24	2,38	0,58
8	0,34	0,12	0,22	1,66	2,19	1,42
9	0,96	0,34	0,62	1,47	3,19	0,57
10	0,45	0,16	0,30	1,11	1,87	0,71
11	0,13	0,05	0,08	2,47	1,88	2,86
12	1,31	0,97	0,34	5,49	6,18	3,67
13	0,31	0,09	0,21	2,15	2,19	2,15
14	0,50	0,17	0,33	2,42	3,55	1,91
15	0,35	0,14	0,22	1,85	1,66	2,05
16	0,46	0,19	0,27	1,78	2,24	1,47
17	1,64	0,48	1,16	1,86	2,00	1,85
18	1,12	0,32	0,80	1,28	2,21	0,94
19	2,49	0,72	1,77	1,04	1,39	0,89
20	1,03	0,35	0,68	1,80	1,76	1,84
21	0,94	0,35	0,59	1,31	1,74	1,11
cv %	68,58	73,26	75,80	46,68	48,21	46,03
s	0,59	0,22	0,42	0,97	1,36	0,76
\bar{x}	0,85	0,31	0,55	2,07	2,82	1,65

Klon 10						
Pflanze Nr.	Biomasse [TG in g]			Gesamt-PA- Konzentration [mg/ g TG]		
	Gesamte Pflanze	Wurzel	Blätter	Gesamte Pflanze	Wurzel	Blätter
1	0,56	0,27	0,29	2,20	1,94	2,59
2	0,28	0,13	0,15	2,62	2,62	2,66
3	0,06	0,03	0,03	3,09	3,19	3,11
4	0,08	0,04	0,04	1,88	2,20	1,53
5	0,45	0,14	0,31	1,01	1,35	0,86
6	0,41	0,26	0,15	2,38	2,24	2,66
7	0,21	0,07	0,14	0,85	2,03	0,28
8	0,41	0,15	0,25	2,54	3,69	1,96
9	0,26	0,17	0,09	2,33	2,25	2,61
10	0,05	0,03	0,02	2,72	2,26	3,38
11	0,44	0,18	0,27	1,79	2,06	1,66
12	0,48	0,26	0,22	1,61	2,37	0,77
13	0,31	0,14	0,16	1,41	1,40	1,48
14	0,38	0,18	0,19	1,93	2,16	1,78
15	1,47	0,67	0,80	1,46	1,61	1,35
16	0,52	0,22	0,29	1,38	2,52	0,53
17	0,51	0,28	0,23	1,25	1,33	1,16
18	0,74	0,39	0,36	1,44	2,15	0,70
19	0,11	0,07	0,04	3,08	3,47	2,47
20	0,55	0,30	0,26	1,67	1,66	1,67
cv %	73,77	72,69	78,10	33,31	28,39	49,72
s	0,31	0,15	0,17	0,64	0,63	0,88
\bar{x}	0,41	0,20	0,21	1,93	2,23	1,76

Klon 16						
Pflanze Nr.	Biomasse [TG in g]			Gesamt-PA- Konzentration [mg/ g TG]		
	Gesamte Pflanze	Wurzel	Blätter	Gesamte Pflanze	Wurzel	Blätter
1	0,11	0,07	0,04	3,09	3,49	2,30
2	0,03	0,02	0,01	1,73	1,71	1,81
3	0,13	0,10	0,02	2,08	2,12	1,90
4	0,15	0,08	0,07	2,58	2,80	2,29
5	0,21	0,12	0,09	0,86	0,70	1,06
6	0,07	0,04	0,03	2,11	2,18	2,01
7	0,05	0,04	0,01	1,11	1,27	0,60
8	0,10	0,06	0,04	1,82	3,01	1,30
9	0,04	0,03	0,01	1,28	1,20	1,49
10	0,03	0,02	0,01	0,53	0,45	0,95
11	0,06	0,03	0,03	1,20	0,85	1,62
12	0,09	0,05	0,05	0,62	0,84	0,38
13	0,07	0,04	0,03	0,50	0,41	0,58
cv %	58,07	56,04	71,12	52,29	60,85	44,69
s	0,05	0,03	0,02	0,78	0,98	0,63
\bar{x}	0,09	0,05	0,03	1,50	1,62	1,41

Klon 19						
Pflanze Nr.	Biomasse [TG in g]			Gesamt-PA- Konzentration [mg/ g TG]		
	Gesamte Pflanze	Wurzel	Blätter	Gesamte Pflanze	Wurzel	Blätter
1	0,11	0,05	0,06	1,35	1,50	1,22
2	0,36	0,21	0,15	3,25	2,24	4,55
3	0,13	0,06	0,07	2,15	1,66	2,53
4	0,18	0,10	0,08	1,91	2,11	1,65
5	0,41	0,10	0,30	2,65	1,73	2,93
6	0,57	0,28	0,30	3,28	3,24	3,26
7	0,52	0,28	0,24	2,58	2,24	2,95
8	0,93	0,47	0,46	2,07	2,30	1,85
9	0,75	0,41	0,34	2,41	2,55	2,24
10	0,34	0,23	0,11	3,36	3,21	3,63
11	0,71	0,46	0,25	2,43	2,11	3,02
12	0,64	0,39	0,25	2,57	1,57	4,04
13	0,34	0,21	0,13	2,34	1,18	4,17
14	0,42	0,21	0,21	2,63	1,76	3,46
15	0,86	0,46	0,40	2,34	2,86	1,75
16	0,56	0,26	0,30	2,41	2,52	2,31
17	0,45	0,29	0,16	1,82	1,24	2,90
18	0,66	0,38	0,28	1,66	2,48	0,52
19	0,82	0,51	0,32	2,07	1,85	2,42
20	0,18	0,10	0,08	2,38	2,27	2,51
21	0,08	0,06	0,02	1,98	1,46	3,28
22	0,99	0,48	0,51	2,08	1,83	2,29
23	0,18	0,15	0,03	1,71	1,60	2,32
cv %	55,60	55,92	61,11	21,40	27,11	34,94
s	0,27	0,15	0,13	0,50	0,56	0,94
\bar{x}	0,49	0,27	0,22	2,32	2,07	2,69

Tab. 66: Variabilität in der Biomasse und in der Gesamt-PA-Konzentration bei Rosettenpflanzen am Standort FS am 08.07.2000, im 2. Jahr nach der Auspflanzung.

n= Anzahl der untersuchten Pflanzen, \bar{x} = Mittelwert, s= Standardabweichung, cv= relative Standardabweichung.

Klon 3													
Pflanze Nr.	Biomasse [TG in g]						Gesamt-PA- Konzentration [mg/ g TG]						
	Gesamte Pflanze	Wurzel	gesamter oberirdischer Teil	Sproß-achse	Blätter	gesamte Blütenköpfchen	Gesamte Pflanze	Wurzel	gesamter oberirdischer Teil	Sproß-achse	Blätter	gesamte Blütenköpfchen	Blütenköpfchen Stadium 5
1	6,96	0,79	6,17	2,87	1,55	1,75	2,09	1,56	2,22	0,30	1,08	5,79	9,23
2	4,97	0,84	4,13	1,90	1,40	0,83	2,21	1,95	2,25	0,51	1,30	6,07	5,52
3	10,68	1,50	9,19	4,28	1,89	3,02	2,48	2,92	2,43	1,61	2,03	4,99	6,83
4	3,28	0,97	2,31	0,92	0,92	0,47	2,93	4,94	2,10	1,43	1,79	4,16	0,00
5	6,86	0,98	5,88	2,33	1,35	2,20	1,92	2,16	1,89	0,30	0,86	4,27	4,68
6	4,56	1,03	3,53	1,70	0,91	0,92	2,03	2,18	2,01	0,34	1,76	5,97	7,73
7	7,16	1,33	5,84	2,43	1,84	1,57	2,35	2,19	2,42	0,34	1,84	6,51	8,79
8	21,31	3,81	17,49	8,12	4,25	5,13	1,97	1,81	2,02	0,35	2,73	4,18	5,90
9	4,73	0,66	4,08	1,14	1,61	1,32	2,30	1,91	2,39	0,94	1,53	4,74	4,84
10	16,88	3,10	13,78	6,87	3,46	3,45	2,03	2,17	2,06	0,45	2,02	5,31	6,21
11	4,06	1,14	2,92	1,01	0,83	1,08	1,81	2,14	1,77	0,44	1,24	3,46	3,80
12	4,75	1,27	3,48	1,64	0,67	1,17	2,28	2,61	2,20	0,29	1,44	5,38	5,11
13	3,79	0,68	3,11	0,81	1,93	0,38	2,50	3,30	2,35	1,12	1,61	9,05	0,00
14	19,64	3,24	16,40	6,90	5,99	3,52	2,14	1,88	2,22	0,30	2,01	6,39	7,17
cv %	69,59	66,18	70,94	77,96	71,33	69,71	12,58	34,40	8,98	70,61	27,71	24,61	25,46
s	5,95	1,01	4,98	2,39	1,46	1,33	0,28	0,83	0,19	0,44	0,46	1,34	1,61
\bar{x}	8,55	1,52	7,02	3,07	2,04	1,92	2,22	2,41	2,17	0,62	1,66	5,45	6,32
Klon 10													
Pflanze Nr.	Biomasse [TG in g]						Gesamt-PA- Konzentration [mg/ g TG]						
	Gesamte Pflanze	Wurzel	gesamter oberirdischer Teil	Sproß-achse	Blätter	gesamte Blütenköpfchen	Gesamte Pflanze	Wurzel	gesamter oberirdischer Teil	Sproß-achse	Blätter	gesamte Blütenköpfchen	Blütenköpfchen Stadium 5
1	9,39	1,97	7,42	3,51	2,02	1,89	1,34	1,97	1,19	0,60	0,41	3,12	3,02
2	1,90	0,42	1,48	0,45	0,76	0,28	1,67	2,16	1,56	1,47	1,40	2,19	0,00
3	4,27	1,03	3,24	1,06	1,23	0,95	1,86	2,98	1,52	1,20	0,28	3,57	4,08
4	1,97	0,91	1,07	0,30	0,58	0,19	2,46	3,26	1,81	2,73	0,87	3,20	0,00
5	12,49	3,07	9,42	4,58	2,28	2,56	1,96	3,37	1,70	1,29	1,05	3,10	3,37
6	3,42	1,23	2,18	0,58	0,80	0,81	3,12	3,76	2,81	1,07	3,44	3,54	3,41
cv %	71,47	59,96	76,35	95,81	50,96	76,77	27,92	22,19	28,66	46,94	84,96	14,66	11,12
s	3,98	0,86	3,16	1,67	0,65	0,85	0,58	0,65	0,51	0,65	1,05	0,46	0,39
\bar{x}	5,57	1,44	4,13	1,75	1,28	1,11	2,07	2,92	1,76	1,40	1,24	3,12	3,47
Klon 16													
Pflanze Nr.	Biomasse [TG in g]						Gesamt-PA- Konzentration [mg/ g TG]						
	Gesamte Pflanze	Wurzel	gesamter oberirdischer Teil	Sproß-achse	Blätter	gesamte Blütenköpfchen	Gesamte Pflanze	Wurzel	gesamter oberirdischer Teil	Sproß-achse	Blätter	gesamte Blütenköpfchen	Blütenköpfchen Stadium 5
1	0,25	0,03	0,22	0,08	0,13	0,01	2,28	3,16	2,17	3,20	1,08	3,81	0,00
2	0,47	0,22	0,25	0,09	0,15	0,01	3,82	6,42	1,60	2,98	0,76	3,26	0,00
cv %	29,93	74,98	6,14	5,51	7,61	6,20	25,25	33,99	15,01	3,48	17,49	7,71	0,00
s	0,11	0,09	0,01	0,00	0,01	0,00	0,77	1,63	0,28	0,11	0,16	0,27	0,00
\bar{x}	0,36	0,13	0,24	0,08	0,14	0,01	3,05	4,79	1,89	3,09	0,92	3,54	0,00
Klon 19													
Pflanze Nr.	Biomasse [TG in g]						Gesamt-PA- Konzentration [mg/ g TG]						
	Gesamte Pflanze	Wurzel	gesamter oberirdischer Teil	Sproß-achse	Blätter	gesamte Blütenköpfchen	Gesamte Pflanze	Wurzel	gesamter oberirdischer Teil	Sproß-achse	Blätter	gesamte Blütenköpfchen	Blütenköpfchen Stadium 5
1	2,28	0,96	1,32	0,28	0,58	0,46	1,96	2,67	1,46	0,47	2,71	1,79	2,31
2	2,38	1,29	1,09	0,24	0,79	0,06	3,67	4,80	2,50	1,62	1,47	4,38	0,00
3	3,55	1,37	2,19	1,03	0,48	0,68	2,00	2,60	1,64	0,54	2,15	2,69	2,83
4	10,19	2,82	7,37	3,60	1,95	1,83	3,02	4,40	2,52	1,25	3,63	3,87	5,43
5	16,29	4,77	11,52	6,17	2,46	2,89	3,12	4,73	2,48	1,07	4,54	3,60	5,08
6	7,31	2,06	5,26	3,11	1,14	1,01	2,04	1,95	2,03	0,42	5,21	3,89	5,02
7	1,66	0,78	0,88	0,47	0,39	0,02	2,70	4,40	1,19	0,72	1,76	3,83	0,00
8	2,58	0,73	1,85	1,01	0,39	0,46	2,28	3,15	1,96	0,56	4,54	2,85	3,40
9	3,98	1,14	2,84	1,20	0,96	0,68	3,01	3,74	2,74	0,90	4,13	3,39	3,95
cv %	82,56	69,74	89,06	99,36	68,05	96,53	21,59	27,43	24,83	46,04	38,39	22,22	28,06
s	4,61	1,23	3,40	1,89	0,69	0,87	0,57	0,99	0,51	0,39	1,29	0,75	1,12
\bar{x}	5,58	1,77	3,81	1,90	1,01	0,90	2,65	3,60	2,06	0,84	3,35	3,36	4,00

Tab. 67: Variabilität in der Biomasse und in der Gesamt-PA-Konzentration bei blühenden Pflanzen am Standort TS am 07.07.2000, im 2. Jahr nach der Auspflanzung.

\bar{x} = Mittelwert, s= Standardabweichung, cv= relative Standard-abweichung.

\bar{x} = Mittelwert, s= Standardabweichung, tr = relativer PA- Gehalt <1%.

Klon 10 Gesamte Pflanze			Pflanze Nr.																						
	PA Nr.		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	\bar{x}	s	
	1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
	2	8,5	14,3	9,6	23,8	16,1	16,7	18,4	22,1	29,7	13,0	21,2	13,4	21,4	17,0	16,8	44,1	23,1	33,7	22,8	23,4	20,9	8,1		
	3	19,6	24,3	39,0	27,3	13,2	14,4	33,7	24,3	19,5	20,9	17,8	32,6	10,1	17,7	13,8	21,2	17,7	18,7	31,1	23,2	22,5	7,4		
	4	1,3	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,3	
	5	4,0	3,9	4,4	5,5	2,9	4,2	6,6	4,1	4,4	4,1	3,6	6,5	3,8	4,0	4,8	5,7	5,0	5,7	4,3	4,9	4,7	0,9		
	6	tr	tr	0,0	tr	0,0	tr	0,0	tr	0,0	tr	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	tr	0,0	tr	0,0	tr	0,0	tr	0,0	
	7	7,2	20,5	9,0	8,3	11,3	6,3	8,6	9,5	7,8	9,6	20,8	16,8	5,6	9,3	23,3	8,2	7,2	6,5	8,7	9,2	10,9	5,1		
	8	4,3	1,4	2,2	1,0	1,0	2,8	1,9	1,2	tr	1,3	tr	2,0	1,3	1,6	tr	tr	1,4	2,0	tr	1,6	1,4	1,1		
	9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	10	tr	2,2	2,1	2,2	1,7	1,4	2,2	1,7	1,5	2,2	2,1	3,1	tr	1,8	3,9	tr	2,2	2,5	2,7	2,0	1,9	1,0		
	11	1,3	1,2	3,8	3,3	1,1	1,5	1,3	1,7	1,1	1,4	tr	1,2	tr	tr	2,4	1,5	1,0	2,2	2,2	tr	1,5	1,0		
	12	0,0	tr	0,0	0,0	tr	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	tr	0,0	
	13	1,0	1,9	1,2	tr	1,1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	2,5	3,0	tr	tr	2,6	tr	tr	tr	tr	tr	tr	1,0	
	14	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	15	tr	tr	tr	tr	2,1	tr	1,8	1,7	tr	2,9	3,1	1,0	1,3	tr	tr	tr	tr	1,4	tr	2,3	tr	tr	1,1	
	16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	17	tr	tr	tr	tr	tr	tr	1,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	0,2	
	18	49,9	25,1	26,9	23,3	36,5	40,1	14,6	35,5	30,4	41,8	27,4	19,0	51,0	44,4	27,9	17,2	35,6	26,3	24,3	33,1	32,2	10,0		
	19	tr	tr	0,0	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	20	tr	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	21	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	22	tr	tr	tr	tr	tr	tr	1,0	tr	tr	tr	1,7	1,0	tr	1,1	tr	tr	tr	1,4	tr	1,7	tr	tr	0,6	
	24	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	tr	tr	0,0	0,0	tr	0,0	
25a	2,7	5,1	1,8	3,3	15,1	8,9	11,0	tr	1,1	1,5	3,4	tr	6,8	4,2	4,4	2,1	3,9	2,4	tr	2,6	4,1	3,8			
26	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0			
28	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		
	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0		

Klon 10 Wurzel			Pflanze Nr.																					
	PA Nr.		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	\bar{x}	s
	1	1,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	1,1	tr	1,3	1,1	1,2	1,1	1,1	tr	tr	1,0	tr	1,2	tr	tr
	2	18,0	29,0	15,1	35,1	38,6	27,6	21,8	37,8	43,3	25,6	43,8	16,5	45,7	30,9	33,2	55,0	37,1	42,9	29,8	38,4	33,9	10,3	
	3	33,3	40,5	50,8	32,8	28,2	22,2	40,6	38,1	24,2	34,9	31,4	36,9	21,4	29,3	26,5	25,2	24,9	23,3	36,3	31,3	32,2	7,3	
	4	1,1	tr	1,1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
	5	6,8	6,3	4,9	6,6	7,0	6,9	7,4	5,9	5,4	6,3	6,5	6,7	8,1	6,6	8,3	6,9	7,0	6,7	5,2	6,6	6,7	0,8	
	6	tr	0,0	0,0	tr	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	tr	tr	tr	
	7	5,5	8,7	9,5	4,4	6,1	5,5	6,3	6,1	6,8	7,5	5,4	13,6	3,1	6,1	11,2	4,1	5,4	5,0	9,2	9,3	7,1	2,5	
	8	6,0	2,0	2,6	1,5	2,4	4,0	2,4	1,3	1,1	2,7	1,0	2,1	2,7	2,9	1,4	1,0	2,5	2,2	1,2	1,6	2,3	1,1	
	9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	10	2,1	2,7	3,0	2,3	1,8	2,3	2,3	2,2	2,4	3,2	1,8	2,8	1,5	2,4	3,8	tr	2,7	1,5	3,6	2,7	2,4	0,8	
	11	3,1	2,3	4,7	4,2	2,7	2,6	1,3	3,2	1,7	2,8	1,8	1,5	1,4	1,6	4,7	1,9	1,7	2,8	2,3	1,6	2,5	1,0	
	12	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	13	tr	tr	tr	1,1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	1,4	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
	14	tr	0,0	0,0	tr	0,0	tr	tr	0,0	tr	0,0	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
	15	1,9	2,1	1,3	3,3	1,0	2,9	2,1	1,2	3,6	5,8	2,1	1,6	1,1	1,4	tr	tr	2,4	tr	2,6	tr	1,9	1,4	
	16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	17	1,7	tr	tr	tr	tr	1,6	tr	tr	1,0	1,4	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr
	18	17,4	5,2	4,8	8,4	12,2	22,6	14,6	4,1	7,5	7,8	4,8	14,7	13,9	16,7	9,5	5,7	14,7	14,6	8,3	7,5	11,0	5,0	
	19	tr	tr	0,0	0,0	0,0	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
	20	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	21	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	22	2,1	1,2	1,2	1,4	tr	1,7	1,1	tr	1,8	2,0	tr	1,1	tr	1,0	tr	tr	1,7	tr	1,7	tr	tr	tr	tr
	24	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
25a	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
26	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
28	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	

Klon 10 Blätter			Pflanze Nr.																					
	PA Nr.		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	\bar{x}	s
	1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
	2	1,3	1,5	2,9	3,7	tr	tr	5,6	3,0	5,7	tr	1,9	1,2	tr	tr	tr	tr	2,0						

Klon 16 Gesamte Pflanze	PA Nr.	Pflanze Nr.													\bar{x}	s
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13		
	1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
Klon 16 Gesamte Pflanze	2	4,0	15,4	7,8	19,6	7,6	24,7	tr	3,8	5,1	1,5	11,8	19,2	9,0	10,1	7,4
	3	36,7	39,9	30,9	32,5	7,9	25,2	12,9	23,4	22,4	4,7	18,8	17,2	14,1	22,5	10,4
	4	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
	5	4,2	5,9	4,5	6,4	3,8	5,9	4,3	3,0	4,2	2,5	5,1	7,4	5,6	4,9	1,3
	6	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	0,0	tr	0,0	tr	tr	0,0	tr	tr	0,0
	7	11,1	8,6	18,7	10,9	22,3	11,7	17,2	25,0	8,5	29,6	14,1	21,2	25,5	17,6	6,8
	8	2,9	1,2	1,2	tr	1,4	tr	5,6	1,3	2,1	2,9	tr	tr	tr	1,5	1,6
	9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	10	2,4	2,8	5,4	1,5	5,0	tr	4,1	9,5	6,2	19,0	1,9	6,2	6,7	5,6	4,6
	11	tr	1,9	3,3	1,1	tr	tr	1,5	1,0	2,5	tr	tr	1,4	0,0	1,0	1,1
	12	tr	0,0	0,0	tr	tr	0,0	tr	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	tr	tr	0,0
	13	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	0,0	tr	tr	1,6	tr	0,4
	14	tr	tr	tr	tr	1,4	tr	1,2	tr	tr	0,0	1,0	tr	1,3	tr	0,6
	15	3,5	4,4	3,9	1,0	tr	1,0	1,0	6,5	9,7	tr	6,5	1,0	1,3	3,1	2,9
	16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	17	tr	tr	1,0	tr	tr	0,0	tr	1,4	2,7	0,0	tr	tr	0,0	tr	0,8
	18	31,1	16,1	19,7	24,6	49,5	30,1	50,1	18,9	30,6	25,6	35,7	25,4	33,4	30,6	10,1
	19	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	tr	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	tr	0,0
	20	tr	tr	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0
	21	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	22	4,1	2,7	3,7	1,2	1,2	1,3	2,1	5,9	6,1	4,1	4,7	1,1	1,6	3,1	1,7
	24	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	25a	tr	1,1	tr	1,2	tr	tr	tr	tr	tr	10,0	tr	tr	tr	tr	2,6
	26	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	28	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
		100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	0,0
Klon 16 Wurzel	PA Nr.	Pflanze Nr.													\bar{x}	s
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13		
	1	tr	tr	1,0	1,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	1,3	tr	tr
Klon 16 Wurzel	2	4,5	18,3	9,3	28,2	16,1	37,6	1,0	4,1	6,3	1,2	20,1	25,1	19,2	14,9	11,0
	3	46,8	44,4	36,6	42,5	15,9	36,6	14,7	27,6	29,5	5,2	28,9	22,3	31,7	29,8	11,9
	4	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	tr
	5	4,7	6,1	5,3	7,0	6,4	7,8	4,9	2,8	5,0	3,7	6,5	9,6	8,9	6,1	1,9
	6	tr	tr	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	tr	0,0
	7	10,7	7,6	17,3	7,1	19,2	5,5	16,3	25,4	9,7	35,3	14,1	20,6	11,7	15,6	8,0
	8	3,5	1,5	1,4	1,2	2,9	1,4	6,4	1,7	2,4	3,4	1,0	1,3	1,2	2,3	1,5
	9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	10	3,3	3,5	6,3	2,1	8,0	1,5	4,6	11,9	9,1	27,4	4,9	8,7	5,6	7,5	6,4
	11	1,1	2,4	3,9	1,8	tr	1,9	1,7	1,2	3,6	0,0	2,3	2,0	0,0	1,7	1,2
	12	tr	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	tr	0,0
	13	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	tr	0,0
	14	tr	0,0	tr	tr	1,1	tr	1,3	tr	tr	0,0	tr	tr	0,0	tr	tr
	15	4,9	5,5	4,6	1,6	1,6	1,8	1,1	8,3	13,4	tr	11,5	1,4	3,1	4,6	4,0
	16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	17	1,2	tr	1,1	tr	tr	0,0	tr	1,9	2,6	0,0	tr	tr	0,0	tr	tr
	18	14,1	5,8	8,7	5,5	26,5	3,6	45,6	7,4	10,2	18,0	4,4	7,5	13,6	13,3	11,2
	19	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	tr	tr	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	tr	0,0
	20	tr	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0
	21	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	22	5,2	3,4	4,4	2,0	2,6	2,3	2,4	7,5	8,1	5,8	6,3	1,5	3,8	4,3	2,1
	24	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	25a	tr	1,4	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
	26	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	28	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
		100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	
Klon 16 Blätter	PA Nr.	Pflanze Nr.													\bar{x}	s
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13		
	1	tr	0,0	tr	tr	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	tr	tr	0,0
Klon 16 Blätter	2	2,6	4,5	tr	6,1	tr	6,9	0,0	3,0	2,3	2,2	6,2	4,8	1,6	3,2	2,3
	3	9,2	23,0	tr	16,3	tr	9,1	0,0	10,2	6,6	3,6	11,9	4,8	1,5	7,7	6,7
	4	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	0,0	tr	0,0	tr	0,0	0,0	tr	tr	0,0
	5	2,6	5,2	0,0	5,2	1,4	3,1	0,0	3,9	2,4	tr	4,1	2,0	3,1	2,6	1,8
	6	tr	0,0	0,0	tr	tr	tr	0,0	tr	0,0	tr	tr	0,0	tr	tr	0,0
	7	11,5	12,1	24,5	16,3	24,6	18,5	22,7	24,1	5,6	16,6	13,6	21,5	34,7	19,6	7,2
	8	1,2	0,0	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	1,3	1,9	tr	0,0	tr	tr	0,6
	9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	10	0,0	tr	tr	tr	2,4	tr	tr	2,0	tr	tr	tr	tr	7,4	tr	2,0
	11	tr	0,0	0,0	tr	0,0	tr	0,0	tr	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	tr	0,0
	12	tr	0,0	0,0	tr	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	tr	0,0
	13	tr	0,0	1,0	tr	1,2	tr	0,0	tr	0,0	0,0	tr	0,0	2,7	tr	0,8
	14	tr	tr	1,4	tr	1,6	tr	0,0	tr	2,4	0,0	1,7	0,0	2,2	tr	0,9
	15	0,0	tr	0,0	tr	tr	tr	0,0	tr	1,5	0,0	3,1	tr	tr	tr	0,9
	16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	17	tr	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	tr	2,8	0,0	tr	0,0	0,0	tr	tr	0,8
	18	71,9	55,1	73,1	53,0	68,8	61,2	77,3	56,9	73,4	43,0	54,3	65,7	46,8	63,7	10,6
	19	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0
	20	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	21	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0
	22	1,2	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	1,8	tr	3,5	0,0	tr	tr	1,0
	24	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	25a	tr	tr	tr	3,0	tr	1,2	tr	tr	0,0	32,6	1,5	1,2	0,0	3,1	8,6
	26	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	28	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
		100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	

Tab. 70: PA- Muster bei Rosettenpflanzen Klon 16. Angaben in % relativer PA- Gehalt.

 \bar{x} = Mittelwert, s = Standardabweichung, tr = relativer PA- Gehalt <1%.

Klon 19 Gesamte Pflanze			Pflanze Nr.																								
	PA Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	\bar{x}	s	
	1	tr	tr	tr	1,3	tr	tr	tr	tr	tr	1,1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,3
	2	13,9	9,7	8,3	12,2	5,5	15,0	11,4	15,2	10,8	9,6	5,9	3,9	9,7	6,4	12,1	25,1	18,2	35,8	8,2	8,9	5,0	8,8	3,5	11,6	7,1	
	3	6,7	10,7	11,5	12,5	7,1	7,0	7,3	6,0	9,6	13,7	7,6	3,7	3,7	4,2	12,7	8,3	6,7	9,2	6,5	14,0	12,1	4,9	2,1	8,3	3,3	
	4	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	5	3,7	2,3	3,1	3,3	2,6	4,1	3,8	5,0	4,1	5,7	3,6	2,2	2,9	2,5	5,5	3,9	3,9	5,9	4,0	3,3	3,7	3,1	2,7	3,7	1,0	
	6	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	7	15,7	25,3	29,6	22,1	32,7	32,5	30,1	28,5	26,2	24,4	20,5	26,1	21,7	28,7	30,0	32,1	22,1	18,8	23,9	21,3	17,1	37,1	14,8	25,6	5,8	
	8	tr	tr	tr	1,8	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	2,0	tr	tr	tr	0,5	
	9	4,2	2,0	1,4	2,4	tr	3,4	2,0	1,2	1,6	1,8	1,5	2,7	2,2	tr	4,3	4,5	1,4	3,9	1,7	2,5	1,4	2,3	2,2	2,2	1,2	
	10	2,0	2,9	2,7	4,0	2,7	3,3	7,3	6,9	5,0	6,2	5,9	3,7	3,2	4,4	5,8	2,9	3,6	6,3	5,5	3,5	6,3	6,3	8,7	4,8	1,8	
	11	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	1,1	tr	tr	tr	tr	tr	0,2	
	12	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	tr	tr	tr	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	0,0	tr	0,0	
	13	tr	3,5	2,9	1,5	1,7	1,3	1,2	tr	2,3	tr	1,1	tr	tr	tr	tr	1,3	1,8	1,2	tr	tr	tr	2,5	tr	1,0	1,1	
	14	1,0	tr	tr	tr	tr	tr	1,6	tr	tr	tr	tr	tr	tr	1,0	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	1,6	tr	0,5
	15	tr	tr	tr	tr	1,5	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,3	
	16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	17	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
	18	43,5	36,8	30,9	23,8	45,5	27,1	35,3	29,1	26,3	27,2	45,9	47,7	45,6	47,8	21,7	16,1	32,6	11,1	41,2	40,1	39,7	29,5	51,0	35,0	10,6	
	19	0,0	tr	tr	tr	0,0	tr	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	tr	tr	0,0	tr	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	tr	0,0	
	20	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	0,0	0,0	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	0,0
	21	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	
	22	tr	tr	tr	1,5	tr	tr	tr	tr	tr	3,0	1,6	tr	tr	tr	tr	1,0	tr	tr	tr	tr	2,3	tr	1,8	tr	0,9	
	24	9,3	4,3	5,1	14,0	2,2	6,3	tr	8,1	7,0	7,8	6,8	8,6	5,5	3,9	6,6	4,3	4,1	8,9	6,3	6,6	7,3	5,4	11,6	6,6	2,9	
	25a	tr	2,6	2,5	tr	tr	tr	tr	tr	4,0	tr	1,2	1,4	5,4	1,0	tr	tr	6,2	tr	1,4	tr	tr	tr	tr	1,1	1,8	
	26	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	tr	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	3,1	tr	0,0	tr	0,6	
	28	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	
	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0			
Klon 19 Wurzel			Pflanze Nr.																								
	PA Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	\bar{x}	s	
	1	tr	1,0	1,9	2,1	1,0	1,0	1,2	1,7	1,1	1,6	1,1	tr	1,0	1,0	1,3	1,1	tr	tr	tr	tr	1,6	1,1	tr	tr	tr	tr
	2	24,9	22,6	20,1	19,1	22,2	29,0	22,0	24,9	17,5	13,8	10,3	10,1	28,1	15,5	16,4	43,9	39,7	40,6	14,6	16,3	9,2	20,3	4,5	21,8	9,9	
	3	11,4	21,0	20,5	16,9	14,4	13,0	13,2	9,0	14,2	17,1	11,6	8,8	7,6	8,9	17,9	12,7	11,1	10,4	10,5	23,6	16,4	11,2	2,7	13,6	4,7	
	4	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	
	5	5,8	5,5	5,8	4,5	5,5	7,2	6,5	6,7	5,9	5,2	6,1	5,7	7,0	5,5	7,1	6,0	7,0	6,7	6,3	5,0	5,4	6,9	3,4	6,1	0,9	
	6	0,0	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	0,0	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	0,0	
	7	6,8	11,8	9,8	11,0	18,3	14,9	15,4	18,8	19,8	18,4	17,5	18,0	13,6	16,7	16,6	9,8	15,4	15,5	15,9	9,7	15,8	19,9	13,1	15,4	3,5	
	8	tr	1,0	2,6	1,0	tr	tr	1,1	tr	tr	1,3	1,1	tr	tr	1,0	1,1	tr	tr	tr	1,0	1,5	1,8	tr	1,0	tr	tr	
	9	7,9	4,8	3,9	3,7	2,8	7,0	4,2	2,0	2,6	2,7	2,6	7,1	7,2	2,8	6,3	9,0	3,2	4,5	3,1	4,5	2,6	5,4	2,8	4,6	2,0	
	10	1,3	3,6	2,4	3,7	3,4	2,2	7,1	7,0	5,9	7,8	8,6	5,9	5,9	6,6	5,5	1,4	5,2	6,4	7,3	3,8	9,9	8,4	10,4	5,8	2,5	
	11	1,0	1,3	1,7	1,4	2,5	tr	1,3	1,0	tr	1,4	1,5	tr	tr	1,6	1,2	tr	tr	tr	2,0	1,6	1,8	tr	tr	tr	tr	
	12	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	tr	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	
	13	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	
	14	0,0	0,0	tr	tr	0,0	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	
	15	tr	2,1	1,1	2,3	1,0	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	1,5	tr	1,1	tr	tr	tr	1,2	1,0	tr	tr	tr	tr	
	16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	17	tr	1,2	tr	1,3	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
	18	23,6	12,7	14,1	10,4	15,9	12,8	26,8	14,5	15,8	16,9	26,6	20,1	12,1	26,0	15,9	5,5	9,1	6,4	26,7	19,0	18,8	14,3	43,9	18,3	8,3	
	19	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	
	20	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	
	21	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	
	22	tr	1,0	1,1	1,7	tr	tr	1,2	tr	5,1	1,8	1,3	1,7	tr	2,0	1,2	1,1	tr	tr	1,6	1,7	2,3	tr	2,2	1,2	1,2	
	24	17,4	10,4	15,0	20,9	13,1	12,5	0,0	14,2	11,9	12,0	11,7	22,6	17,5	11,1	9,7	8,5	9,2	9,6	11,1	12,1	13,5	12,3	14,7	13,1	4,4	
	25a	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	0,0	tr	0,0	tr	0,0	
	26	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	
	28	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0		
Klon 19 Blätter			Pflanze Nr.																								
	PA Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	\bar{x}	s	
	1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	1,4	1,5	2,7	6,1	1,3	1,5	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
	2	1,5	tr	2,0	tr	2,1	1,8	1,3	2,0	1,1	1,8	tr	tr	tr	1,4	1,5	2,7	6,1	1,3	1,5	tr	tr	tr	tr	tr	1,2	1,4
	3	1,4	3,2	6,7	4,1	5,6	1,3	1,7	1,8	2,8	7,0	1,9	tr	1,9	1,6	1,6	3,9	3,2	1,0	1,2	2,4	6,6	tr	tr	tr	2,7	2,1
	4	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	1,1	tr	tr	tr	0,2	
	5	1,3	tr	1,7	1,1	2,0	1,1	1,2	2,5	1,4	6,3	tr	tr	tr	1,0	tr	2,0	1,8	1,5	tr	1,1	1,1	1,5	tr	tr	1,3	1,3
	6	tr	tr																								

Tab. 71: Muster bei Rosettenpflanzen Klon 19. Angaben in % relativer PA- Gehalt.

\bar{x} = Mittelwert, s= Standardabweichung, tr = relativer PA- Gehalt <1%.

Klon 3 Gesamte Pflanze

PA Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	\bar{x}	s
1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
2	8,8	7,7	12,4	14,0	10,4	12,8	10,1	8,4	9,0	9,9	3,9	12,1	10,4	6,1	9,7	2,6
3	15,5	18,5	16,9	20,5	16,1	18,7	17,3	14,3	12,9	16,7	14,2	15,4	15,2	12,9	16,1	2,1
4	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
5	6,6	6,9	6,9	8,6	8,2	7,2	6,2	6,1	7,4	7,1	7,1	6,6	6,2	5,4	6,9	0,8
6	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
7	27,8	38,1	26,3	28,6	34,2	27,5	28,9	33,3	39,6	29,3	34,6	31,2	30,9	30,2	31,6	3,9
8	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
10	3,3	4,9	3,4	6,7	3,9	4,1	3,2	5,0	3,8	4,4	6,5	4,9	3,9	4,9	4,5	1,1
11	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
12	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,3
13	1,9	2,9	1,8	1,2	1,7	1,6	1,7	2,3	1,6	1,7	2,8	1,6	1,4	1,9	1,9	0,5
14	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
15	tr	tr	tr	tr	1,1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,3
16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
17	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
18	36,1	18,4	31,3	18,2	24,4	27,0	30,6	27,7	24,6	29,2	29,1	26,6	30,3	36,7	28,0	5,2
19	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
20	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
21	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0
22	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
24	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
25a	tr	1,3	tr	1,0	1,1	1,2	2,1	2,0	1,0	1,7	1,8	1,6	1,7	1,7	1,3	0,6
26	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
28	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0
	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	

Klon 3 Wurzel

PA Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	\bar{x}	s
1	1,2	tr	1,1	tr	tr	1,1	tr	tr	1,3	1,0	1,1	1,0	1,0	tr	tr	0,0
2	20,8	11,9	26,3	20,1	21,3	24,1	21,1	25,8	20,1	17,0	5,8	23,9	25,4	15,4	20,4	5,6
3	22,0	22,1	19,1	22,6	19,9	23,9	26,6	25,3	18,1	25,0	20,8	26,2	22,8	28,1	23,6	2,9
4	tr	1,1	1,5	tr	tr	tr	1,2	tr	tr	tr	1,7	tr	tr	tr	tr	0,0
5	10,3	6,4	10,1	10,3	10,2	11,5	11,0	10,4	11,0	9,8	10,3	10,0	11,8	9,6	10,6	0,8
6	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
7	24,6	31,8	21,7	28,4	31,6	20,2	21,0	23,9	29,8	24,6	31,7	19,3	23,5	26,8	26,3	4,3
8	1,6	2,3	1,3	1,3	1,9	1,4	1,8	1,3	1,2	1,6	2,5	1,1	1,6	0,0	1,5	0,6
9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
10	9,0	13,0	7,9	10,5	10,0	8,3	7,0	7,6	8,7	9,8	12,4	9,8	6,3	11,9	9,7	1,9
11	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
12	0,0	1,1	1,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,2	0,0	0,0	0,0	tr	0,0
13	1,8	3,0	1,4	1,3	1,5	1,2	1,1	1,5	1,2	1,5	3,1	1,3	1,1	1,9	1,7	0,6
14	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
15	2,0	0,0	2,9	1,6	1,6	0,0	4,1	1,4	1,3	2,3	1,2	2,5	1,8	tr	2,0	1,0
16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,3	0,0	0,0	0,0	tr	0,0
17	tr	1,2	1,0	tr	tr	1,4	1,3	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
18	6,7	3,2	4,0	3,8	2,1	3,3	3,9	1,6	5,3	5,0	4,1	3,5	4,9	5,9	4,2	1,3
19	tr	tr	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
20	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
21	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0
22	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
24	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
25a	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	1,2	tr	2,0	1,4	tr	tr	tr	0,0
26	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0
28	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	

Klon 3 Gesamter oberirdischer Teil

PA Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	\bar{x}	s
1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
2	7,4	6,6	10,8	8,0	8,2	9,0	7,7	5,0	7,5	8,0	2,8	6,7	5,7	4,5	7,0	0,9
3	14,7	17,4	16,4	18,3	15,3	16,6	15,1	12,1	12,1	14,3	10,4	10,5	12,7	10,2	14,0	2,6
4	tr	1,2	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	1,1	tr	tr	tr	tr	0,4
5	6,2	6,4	6,5	6,9	7,7	5,6	5,1	5,3	6,9	6,3	5,3	5,0	4,5	4,6	5,9	0,9
6	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
7	28,0	39,2	27,2	28,6	34,4	29,2	30,0	34,9	40,6	29,5	34,4	35,7	32,7	30,5	32,6	4,0
8	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
10	2,7	2,9	3,0	3,0	2,7	2,6	2,3	4,5	3,2	3,0	3,4	2,6	3,1	3,7	3,1	0,5
11	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
12	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,3
13	1,9	2,9	1,8	1,0	1,7	1,7	1,8	2,4	1,7	1,7	2,5	1,8	1,5	1,9	1,9	0,4
14	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
15	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
16	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0
17	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
18	39,2	21,9	24,3	32,2	28,5	33,8	35,6	32,7	27,0	34,2	39,6	36,1	37,7	41,5	34,0	5,1
19	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
20	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
21	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0
22	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
24	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0
25a	tr	1,6	tr	1,9	1,3	1,5	2,4	2,1	1,1	2,1	1,5	1,6	2,3	2,0	1,5	0,7
26	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
28	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0
	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	

Klon 3 Sproßachse

Klon 10 Gesamte Pflanze	Pflanze Nr.									
	PA Nr.	1	2	3	4	5	6	\bar{x}	s	
	1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	2	12,1	15,4	17,3	32,6	25,8	19,4	20,9	6,9	
	3	16,7	13,1	19,5	21,2	18,8	14,3	17,7	2,9	
	4	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	5	7,2	6,6	13,2	8,8	7,9	6,8	8,6	2,2	
	6	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	7	15,0	41,4	21,6	9,7	17,9	26,9	22,6	10,1	
	8	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	10	2,5	4,2	tr	1,8	2,7	5,7	2,9	1,8	
	11	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	12	tr	3,0	tr	tr	tr	1,2	tr	1,1	
	13	tr	2,0	tr	tr	tr	tr	tr	0,8	
	14	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	15	tr	tr	tr	1,9	tr	1,7	tr	0,8	
	16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	17	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	0,0	
	18	44,6	12,5	27,2	19,7	24,5	19,2	24,9	10,1	
	19	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	20	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	21	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	22	tr	tr	tr	1,0	tr	1,2	tr	0,5	
	24	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	tr	0,0	
	25a	1,8	1,8	1,3	3,4	2,3	3,6	2,4	0,9	
	26	tr	tr	0,0	tr	0,0	tr	tr	0,0	
	28	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
		100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	

Klon 10 Blätter	Pflanze Nr.									
	PA Nr.	1	2	3	4	5	6	\bar{x}	s	
	1	0,0	0,0	tr	0,0	tr	tr	0,0	0,0	
	2	1,0	tr	1,6	1,4	1,3	tr	tr	0,7	
	3	2,0	tr	1,2	tr	1,5	1,0	tr	0,7	
	4	0,0	tr	tr	0,0	tr	tr	0,0	0,0	
	5	1,9	tr	tr	tr	1,2	tr	tr	0,8	
	6	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	7	41,5	72,4	66,5	36,1	59,0	66,5	58,5	13,5	
	8	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	10	7,5	5,9	9,8	2,8	5,7	5,8	6,4	2,1	
	11	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	
	12	1,4	8,3	tr	tr	2,7	4,8	2,9	2,9	
	13	0,0	3,9	1,7	tr	2,1	2,6	1,7	1,4	
	14	0,0	tr	tr	tr	0,0	tr	0,0	0,0	
	15	0,0	0,0	tr	0,0	tr	tr	0,0	0,0	
	16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	17	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	
	18	35,4	8,2	15,6	43,7	19,7	13,4	23,3	12,6	
	19	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	0,0	
	20	0,0	0,0	tr	tr	0,0	tr	0,0	0,0	
	21	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	22	tr	0,0	0,0	0,0	tr	tr	0,0	0,0	
	24	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	25a	9,3	1,4	3,7	15,9	6,9	4,6	7,1	4,7	
	26	0,0	tr	0,0	tr	0,0	1,4	tr	0,5	
	28	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
		100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	

Klon 10 Wurzel	Pflanze Nr.									
	PA Nr.	1	2	3	4	5	6	\bar{x}	s	
	1	tr	1,0	tr	tr	tr	tr	tr	0,4	
	2	28,0	37,0	30,2	44,6	46,1	32,5	36,8	6,9	
	3	26,9	22,7	21,7	25,6	23,4	21,0	23,8	2,1	
	4	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	5	11,8	11,5	21,0	10,6	10,4	10,4	12,7	3,8	
	6	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	7	17,4	15,7	20,4	6,0	12,7	17,2	15,1	4,6	
	8	2,1	1,7	tr	1,0	tr	1,3	1,0	0,8	
	9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	10	4,8	4,1	tr	2,0	4,3	9,3	4,1	2,8	
	11	tr	tr	tr	tr	tr	1,1	tr	0,4	
	12	0,0	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	13	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	14	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	0,0	
	15	1,0	1,4	0,0	2,4	tr	1,9	1,1	0,9	
	16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	
	17	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	0,0	
	18	8,0	4,1	6,6	6,0	3,2	4,0	5,4	1,7	
	19	tr	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	tr	0,0	
	20	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	tr	0,0	
	21	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	
	22	tr	tr	tr	1,6	tr	1,5	tr	0,7	
	24	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	tr	0,0	
	25a	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	26	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	tr	0,0	
	28	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
		100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	

Klon 10 Gesamte Blütenköpchen	Pflanze Nr.									
	PA Nr.	1	2	3	4	5	6	\bar{x}	s	
	1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	
	2	3,0	11,1	7,2	12,0	9,6	15,6	9,8	3,9	
	3	11,8	24,7	19,6	14,4	18,9	15,7	17,7	4,1	
	4	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	
	5	4,2	10,2	6,2	4,2	6,2	6,5	6,3	2,0	
	6	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	
	7	8,0	10,4	13,6	3,7	9,4	4,6	8,4	3,4	
	8	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	
	9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	10	tr	1,2	tr	tr	tr	tr	tr	tr	
	11	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	
	12	tr	1,3	tr	tr	tr	tr	tr	tr	
	13	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	
	14	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	
	15	tr	tr	tr	1,2	tr	2,6	tr	tr	
	16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	17	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	
	18	70,7	34,1	51,4	55,9	51,8	46,5	52,3	10,9	
	19	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	tr	0,0	
	20	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	
	21	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	22	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	
	24	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	25a	2,3	7,2	2,0	8,6	4,2	8,4	5,5	2,7	
	26	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	tr	tr	
	28	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
		100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	

Klon 10 Gesamter oberirdischer Teil	Pflanze Nr.									
	PA Nr.	1	2	3	4	5	6	\bar{x}	s	
	1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	2	4,9	6,5	9,0	13,8	15,1	9,1	9,5	3,7	
	3	12,0	9,0	17,8	14,0	16,4	9,0	13,6	3,4	
	4	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	5	5,2	4,5	8,0	5,7	6,6	4,0	5,8	1,3	
	6	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	7	13,8	50,8	22,0	15,2	20,7	33,7	19,9	12,8	
	8	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	9	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	
	10	1,4	4,2	1,4	1,4	1,9	2,9	1,7	1,0	
	11	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	12	tr	4,1	tr	tr	tr	2,2	tr	1,6	
	13	tr	2,8	tr	tr	tr	1,2	tr	1,0	
	14	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	15	tr	tr	tr	1,0	tr	1,5	tr	0,6	
	16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	tr	0,0	
	17	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	18	60,2	15,6	39,8	40,4	35,7	30,2	44,2	13,3	
	19	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	20	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	21	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	22	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	24	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	
	25a	2,6	2,5	2,0	8,5	3,5	6,3	4,3	2,4	
	26	0,0	tr	0,0	tr	0,0	tr	tr	0,0	
	28	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
		100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	

Klon 10 Blütenköpchen Stadium 5	Pflanze Nr.									
	PA Nr.	1	2	3	4	5	6	\bar{x}	s	
	1	tr				tr	tr	tr	0,0	
	2	3,4		6,2		9,4	13,			

Klon 16 Gesamte Pflanze	Pflanze Nr.					Klon 16 Blätter	Pflanze Nr.						
	PA Nr.	1	2	\bar{x}	s		PA Nr.	1	2	\bar{x}	s		
	1	tr	tr	tr	0,0		1	tr	tr	tr	0,0		
	2	25,4	12,1	18,8	6,7		2	7,3	3,4	5,3	1,9		
	3	19,2	33,4	26,4	7,1		3	6,5	4,6	5,5	1,0		
	4	tr	tr	tr	tr		0,0	4	tr	tr	tr	0,0	
	5	8,5	7,9	8,2	0,3		5	3,9	2,9	3,4	0,5		
	6	tr	tr	tr	tr		0,0	6	tr	tr	tr	0,0	
	7	21,0	14,5	17,8	3,3		7	30,7	29,6	30,2	0,6		
	8	tr	3,0	1,9	1,5		8	tr	tr	tr	tr	0,0	
9	0,0	0,0	0,0	0,0	9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0			
10	3,2	7,1	5,2	2,0	10	2,6	1,8	2,2	0,4	0,0			
11	tr	tr	tr	tr	0,0	11	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		
12	2,8	tr	1,4	1,4	12	8,3	1,7	5,0	3,3	0,0			
13	tr	tr	tr	tr	0,0	13	tr	tr	tr	tr	0,0		
14	tr	tr	tr	tr	0,0	14	0,0	tr	tr	tr	0,0		
15	tr	2,4	1,2	1,2	15	tr	tr	tr	tr	tr	0,0		
16	0,0	0,0	0,0	0,0	16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		
17	tr	1,4	tr	0,7	17	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		
18	12,2	12,3	12,3	0,1	18	18,4	30,8	24,6	6,2	0,0	0,0		
19	0,0	tr	tr	tr	0,0	19	0,0	tr	tr	tr	0,0		
20	tr	tr	tr	tr	0,0	20	tr	tr	tr	tr	0,0		
21	0,0	0,0	0,0	0,0	21	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		
22	tr	3,4	1,7	1,7	22	tr	tr	tr	tr	tr	0,0		
24	0,0	0,0	0,0	0,0	24	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		
25a	7,7	2,3	5,0	2,7	25a	22,4	25,3	23,8	1,4	0,0	0,0		
26	0,0	0,0	0,0	0,0	26	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		
28	0,0	0,0	0,0	0,0	28	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		
	100,0	100,0	100,0				100,0	100,0					
Klon 16 Wurzel	Pflanze Nr.					Klon 16 Gesamte Blütenköpfchen	Pflanze Nr.						
	PA Nr.	1	2	\bar{x}	s		PA Nr.	1	2	\bar{x}	s		
	1	tr	tr	tr	tr		0,0	1	tr	tr	tr	tr	0,0
	2	34,5	11,4	23,2	11,6		2	12,4	1,9	7,3	5,2	0,0	0,0
	3	28,5	37,1	33,1	4,3		3	14,6	10,2	12,7	2,2	0,0	0,0
	4	tr	tr	tr	tr		0,0	4	tr	tr	tr	tr	0,0
	5	9,9	7,8	8,9	1,0		5	10,3	5,9	8,3	2,2	0,0	0,0
	6	0,0	tr	tr	tr		0,0	6	tr	tr	tr	tr	0,0
	7	12,2	13,1	12,7	0,5		7	35,2	17,1	26,7	9,1	0,0	0,0
	8	1,3	3,5	2,5	1,1		8	tr	1,1	tr	tr	tr	0,0
9	0,0	0,0	0,0	0,0	9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		
10	4,2	8,7	6,5	2,2	10	1,2	tr	tr	tr	tr	0,0		
11	2,4	1,0	1,7	0,7	11	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		
12	tr	tr	tr	tr	0,0	12	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
13	tr	tr	tr	tr	0,0	13	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
14	0,0	tr	tr	tr	0,0	14	tr	0,0	tr	tr	tr	0,0	
15	1,9	2,9	2,4	0,5	15	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
16	0,0	0,0	0,0	0,0	16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		
17	tr	1,7	tr	tr	0,0	17	tr	0,0	tr	tr	tr	0,0	
18	3,6	8,9	6,3	2,6	18	25,2	44,7	35,7	9,8	0,0	0,0		
19	0,0	tr	tr	tr	0,0	19	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
20	0,0	tr	tr	tr	0,0	20	0,0	tr	tr	tr	tr	0,0	
21	0,0	0,0	0,0	0,0	21	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		
22	1,5	3,9	2,7	1,2	22	tr	1,8	tr	tr	tr	tr	0,0	
24	0,0	0,0	0,0	0,0	24	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		
25a	tr	tr	tr	tr	0,0	25a	1,0	17,1	9,2	8,0	0,0	0,0	
26	0,0	0,0	0,0	0,0	26	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		
28	0,0	0,0	0,0	0,0	28	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		
	100,0	100,0	100,0				100,0	100,0	100,0				
Klon 16 Gesamter oberirdischer Teil	Pflanze Nr.					Klon 16 Blütenköpfchen Stadium 5	Pflanze Nr.						
	PA Nr.	1	2	\bar{x}	s		PA Nr.	1	2	\bar{x}	s		
	1	tr	tr	tr	tr		0,0	1	tr				
	2	23,2	14,1	18,7	4,6		2	12,2					
	3	17,0	19,7	18,4	1,3		3	14,3					
	4	tr	tr	tr	tr		0,0	4	tr				
	5	8,1	8,0	8,1	0,0		5	10,1					
	6	tr	tr	tr	tr		0,0	6	tr				
	7	22,6	19,3	21,0	1,7		7	34,6					
	8	tr	1,2	tr	0,6		8	tr					
9	0,0	0,0	0,0	0,0	9	0,0							
10	2,9	1,5	2,2	0,7	10	1,2							
11	tr	tr	tr	tr	0,0	11	0,0						
12	3,4	tr	1,7	1,7	12	tr							
13	tr	tr	tr	tr	0,0	13	1,9						
14	tr	tr	tr	tr	0,0	14	tr						
15	tr	tr	tr	tr	0,0	15	tr						
16	0,0	0,0	0,0	0,0	16	0,0							
17	tr	tr	tr	tr	0,0	17	tr						
18	13,8	24,0	19,0	5,1	18	24,8							
19	0,0	tr	tr	tr	0,0	19	0,0						
20	tr	tr	tr	tr	0,0	20	0,0						
21	0,0	0,0	0,0	0,0	21	0,0							
22	tr	1,9	1,0	1,0	22	tr							
24	0,0	0,0	0,0	0,0	24	0,0							
25a	9,2	10,4	9,8	0,6	25a	1,0							
26	0,0	0,0	0,0	0,0	26	0,0							
28	0,0	0,0	0,0	0,0	28	0,0							
	100,0	100,0	100,0				100,0						
Klon 16 Sprossachse	Pflanze Nr.												
	PA Nr.	1	2	\bar{x}	s								
	1	tr	tr	tr	tr	0,0							
	2	37,4	20,4	28,9	8,5								
	3	25,2	27,6	26,4	1,2								
	4	tr	tr	tr	tr	0,0							
	5	10,7	10,5	10,6	0,1								
	6	tr	tr	tr	tr	0,0							
	7	12,5	14,5	13,5	1,0								
	8	1,1	1,8	1,5	0,3								
9	0,0	0,0	0,0	0,0									
10	3,4	1,6	2,5	0,9									
11	tr	tr	tr	tr	0,0								
12	0,0	tr	tr	tr	0,0								
13	tr	tr	tr	tr	0,0								
14	tr	tr	tr	tr	0,0								
15	1,1	1,2	1,2	0,1									
16	0,0	0,0	0,0	0,0									
17	tr	tr	tr	tr	0,0								
18	7,1	17,3	12,2	5,1									
19	0,0	tr	tr	tr	0,0								
20	0,0	tr	tr	tr	0,0								
21	0,0	0,0	0,0	0,0									
22	1,5	2,8	2,1	0,6									
24	0,0	0,0	0,0	0,0									
25a	tr	2,3	1,2	1,2									
26	0,0	0,0	0,0	0,0									
28	0,0	0,0	0,0	0,0									
	100,0	100,0	100,0										

Tab. 74: PA- Muster bei blühenden Pflanzen am Standort TS, Klon 16. Angaben in % relativer PA-Gehalt. tr= relativer PA- Gehalt <1%, \bar{x} = Mittelwert, s = Standardabweichung.

Klon 19 Gesamte Pflanze

PA Nr.	Pflanze Nr.										
1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
2	15,7	29,2	19,9	16,9	19,5	16,0	15,3	15,2	20,7	19,0	4,2
3	10,4	11,1	11,1	10,9	10,4	7,5	14,1	8,5	9,6	10,5	1,7
4	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
5	8,2	6,9	9,1	8,1	8,1	5,7	8,2	6,9	7,1	7,7	1,0
6	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
7	25,4	27,0	27,4	33,0	32,2	39,9	27,5	40,6	33,4	32,2	5,3
8	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
9	1,3	tr	1,1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,5
10	6,0	6,2	5,4	6,2	5,6	5,2	9,1	5,0	4,9	6,0	1,2
11	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
12	tr	tr	tr	tr	tr	tr	1,0	1,3	1,1	tr	0,5
13	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
14	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
15	1,0	tr	1,1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,4
16	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
17	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
18	22,8	14,9	19,3	21,7	20,8	19,8	18,6	17,5	19,6	19,7	2,2
19	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
20	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
21	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0
22	1,6	tr	1,2	0,0	tr	tr	1,1	tr	tr	tr	0,6
24	5,6	2,4	2,5	1,7	1,6	1,4	2,7	2,0	tr	2,2	1,4
25a	2,2	2,4	1,8	1,4	1,9	4,5	2,4	2,9	3,7	2,6	0,9
26	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
28	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	

Klon 19 Wurzel

PA Nr.	Pflanze Nr.										
1	1,3	1,1	1,7	tr	1,0	tr	1,1	tr	tr	tr	0,6
2	23,5	39,9	32,3	27,2	31,4	38,5	19,7	29,1	36,9	31,6	6,5
3	12,9	15,0	12,9	12,9	12,9	9,2	18,0	11,7	11,3	13,2	2,3
4	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
5	11,4	8,9	12,7	10,6	11,6	10,8	10,2	10,1	9,4	10,9	1,1
6	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
7	18,6	14,9	17,7	27,0	24,1	21,1	22,5	27,6	24,3	22,4	4,0
8	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
9	2,3	1,3	2,2	tr	tr	2,2	tr	1,6	tr	1,1	1,0
10	8,9	5,6	7,9	10,2	8,6	8,7	9,0	8,9	7,8	8,6	1,2
11	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	0,0	tr	tr	0,0
12	0,0	tr	tr	tr	tr	0,0	0,0	tr	tr	tr	0,0
13	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
14	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
15	1,1	tr	1,4	tr	tr	tr	tr	1,0	tr	tr	0,6
16	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0
17	tr	tr	tr	tr	0,0	0,0	tr	tr	tr	tr	0,0
18	7,4	10,0	5,4	6,9	6,2	5,0	15,1	5,2	8,1	7,9	3,0
19	tr	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0
20	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
21	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
22	1,9	tr	1,2	1,5	1,0	tr	1,2	tr	tr	tr	0,7
24	9,6	3,3	4,5	3,6	3,0	4,6	3,3	4,6	2,2	4,4	2,0
25a	1,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,3
26	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
28	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	

Klon 19 Gesamte Blütenköpfchen

PA Nr.	Pflanze Nr.										
1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
2	8,1	6,1	10,5	9,8	13,2	13,6	tr	11,5	17,9	10,2	3,4
3	12,4	5,8	14,1	16,0	15,8	14,1	tr	13,9	17,0	12,2	3,3
4	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
5	5,1	3,0	7,1	7,5	6,5	8,2	tr	8,2	8,6	6,1	1,8
6	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
7	11,0	5,1	19,8	14,3	14,4	16,4	2,2	21,3	12,9	13,4	6,0
8	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
10	tr	tr	1,1	tr	tr	1,1	0,0	1,0	tr	tr	tr
11	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	tr
12	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	0,0	tr
13	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	tr
14	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
15	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
17	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
18	58,0	53,8	42,8	51,3	46,9	40,3	75,9	41,7	41,0	50,6	10,8
19	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	tr
20	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	tr
21	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	tr
22	2,1	tr	2,2	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
24	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
25a	3,4	26,2	2,4	1,1	3,2	4,3	21,8	2,3	2,5	7,5	8,9
26	0,0	0,0	tr	0,0	tr	0,0	0,0	tr	0,0	tr	tr
28	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	

Klon 19 Blütenköpfchen Stadium 5

PA Nr.	Pflanze Nr.										
1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
2	7,0	tr	11,9	9,2	10,5	12,7	tr	12,2	15,3	11,4	2,5
3	10,9	tr	14,7	13,4	13,0	13,1	tr	13,3	16,0	13,6	1,5
4	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,4
5	4,8	tr	7,5	7,6	6,5	8,4	tr	9,1	8,0	7,5	1,3
6	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
7	14,2	tr	21,6	19,1	15,9	16,1	tr	15,5	15,6	17,0	2,4
8	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	0,0
10	tr	tr	tr	1,2	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,4
11	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
12	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	0,0
13	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
14	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
15	1,1	tr	1,2	tr	tr	tr	tr	1,2	tr	tr	0,6
16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
17	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
18	55,5	tr	40,2	45,7	50,7	43,8	tr	45,3	41,7	46,6	4,9
19	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
20	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
21	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	0,0
22	1,6	tr	1,2	tr	1,1	1,6	tr	1,6	tr	1,0	0,7
24	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
25a	5,0	tr	1,7	3,3	2,4	2,8	tr	1,8	3,4	2,9	1,1
26	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	tr	0,0	0,0	tr	0,0
28	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	0,0
	100,0	tr	100,0	100,0	100,0	100,0	tr	100,0	100,0	100,0	

Klon 19 Sproßachse

PA Nr.	Pflanze Nr.										
1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
2	10,3	10,3	4,8	22,5	17,4	15,4	2,6	9,0	25,1	13,2	7,2
3	5,6	7,9	3,8	11,5	6,9	8,1	3,0	4,1	8,7	6,7	2,6
4	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
5	7,5	5,3	5,9	10,8	8,4	tr	3,8	6,5	9,5	6,5	3,0
6	tr	tr	tr	tr	tr	tr	1,0	2,7	tr	tr	0,9
7	32,8	21,4	47,5	26,7	31,6	38,3	41,8	47,6	28,7	35,6	8,7
8	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
10	3,7										

Standort FS (feucht, schattig)								
	Klon 3 (n=27)		Klon 10 (n=25)		Klon 16 (n=25)		Klon 19 (n=28)	
Pflanze Nr.	Rosetten-durch-messer[cm]	Blattzahl	Rosetten-durch-messer[cm]	Blattzahl	Rosetten-durch-messer[cm]	Blattzahl	Rosetten-durch-messer[cm]	Blattzahl
1	16	6	12	10	14	11	2	1
2	28	7	13	9	11	6	11	4
3	14	4	12	5	7	3	2	1
4	17	8	7	8	5	3	10	4
5	15	5	12	6	9	6	9	3
6	12	4	14	5	11	6	10	4
7	26	7	17	7	8	3	12	5
8	18	5	9	8	18	6	7	3
9	13	11	18	17	13	6	19	8
10	15	4	9	6	16	6	18	5
11	10	4	21	10	11	7	23	9
12	20	8	8	4	7	5	8	3
13	14	7	11	7	10	8	19	7
14	10	3	19	7	15	8	20	8
15	20	8	12	10	6	4	13	7
16	11	5	12	5	9	7	16	7
17	17	3	15	9	14	8	11	5
18	8	2	15	6	16	6	6	4
19	14	4	11	7	8	5	10	4
20	14	3	10	11	8	5	13	6
21	17	6	12	7	9	5	12	5
22	20	7	9	6	11	5	10	8
23	20	10	19	10	6	4	14	4
24	22	10	10	5	6	3	14	5
25	14	5	19	9	13	6	9	3
26	24	11					16	4
27	16	7					10	3
28							8	4
\bar{x}	16,5	6,1	13,0	7,8	10,4	5,7	11,9	4,8
s	4,8	2,5	3,8	2,7	3,6	1,8	5,0	2,0
cv (%)	29,0	40,8	29,0	34,6	34,1	32,5	42,2	42,3
Standort TS (trocken, sonnig)								
	Klon 3 (n=23)		Klon 10 (n=19)		Klon 16 (n=20)		Klon 19 (n=24)	
Pflanze Nr.	Rosetten-durch-messer[cm]	Blattzahl	Rosetten-durch-messer[cm]	Blattzahl	Rosetten-durch-messer[cm]	Blattzahl	Rosetten-durch-messer[cm]	Blattzahl
1	14	13	15	15	7,5	6	4	6
2	15	11	14	15	1	1	14	7
3	18	12	14	14	8	8	10	6
4	16	12	15	17	11	8	10	9
5	16	21	19	11	9	8	8	4
6	14	14	10	8	9	10	19	15
7	14	11	11	8	11	13	8	11
8	12,5	16	16	11	6	11	21	11
9	14	10	18	14	9	10	13	10
10	13	11	14	10	8	8	18	11
11	12	10	13	10	7	5	20	12
12	18	13	16	24	10	9	16	5
13	22	14	11	9	12	11	26	18
14	11	12	13	4	7	8	16	11
15	13	8	18	15	10	21	17	14
16	11	14	11	22	5,5	6	11	3
17	23	10	9,5	7	5	5	10	17
18	17	18	9	5	6	12	14	8
19	14	17	10	8	10	7	16	12
20	12	12			3,55	4	7	6
21	6	3					12	9
22	9	7					14	7
23	21	23					13	6
24							13	10
\bar{x}	14,6	12,7	13,5	11,9	7,8	8,6	13,8	9,5
s	3,9	4,3	3,0	5,2	2,7	4,0	4,9	3,9
cv (%)	26,9	33,6	22,1	43,3	34,3	47,0	35,6	40,7

Tab. 76: Standorteinfluß auf den Rosettendurchmesser und Blattzahl pro Pflanze für einjährige Rosettenpflanzen. n= Anzahl Pflanzen, \bar{x} = Mittelwert, s = Standardabweichung, cv (%) = relative Standardabweichung.

	Pflanze Nr.	Standort FS			Standort TS		
		Gesamt-pflanze	Wurzel	Blätter	Gesamt-pflanze	Wurzel	Blätter
Klon 3	1	0,0929	0,0373	0,0556	1,2449	0,4649	0,7800
	2	1,0109	0,4882	0,5227	1,0344	0,4113	0,6231
	3	0,5318	0,1750	0,3568	1,7011	0,9025	0,7986
	4	0,0827	0,0544	0,0283	0,9542	0,2710	0,6832
	5	0,2208	0,0696	0,1512	1,7810	0,7095	1,0715
	\bar{x}	0,3878	0,1649	0,2229	1,3431	0,5518	0,7913
	s	0,3513	0,1686	0,1891	0,3394	0,2254	0,1541
	cv%	90,57	102,27	84,83	25,27	40,84	19,47
Klon 10	1	0,4960	0,2224	0,4849	1,7828	1,2094	0,5734
	2	0,3276	0,2288	0,0988	0,4672	0,2430	0,2242
	3	0,9031	0,1872	0,7159	3,1430	1,6293	1,5137
	4	0,1822	0,1220	0,0602	2,4941	1,0067	1,4874
	5	0,1546	0,0371	0,1175	1,8833	0,9463	0,9370
	\bar{x}	0,4127	0,1595	0,2955	1,9541	1,0069	0,9471
	s	0,2736	0,0720	0,2601	0,8889	0,4507	0,5050
	cv%	66,31	45,14	88,04	45,49	44,76	53,32
Klon 16	1	0,2347	0,1410	0,0937	0,4470	0,1313	0,3157
	2	0,2561	0,1558	0,1003	0,5605	0,2019	0,3586
	3	0,1432	0,0947	0,0485	0,6202	0,2617	0,3585
	4	0,0355	0,0215	0,0140	0,1388	0,0575	0,0813
	5	0,0794	0,0404	0,0390	0,5817	0,2905	0,2912
	\bar{x}	0,1498	0,0907	0,0591	0,4696	0,1886	0,2811
	s	0,0855	0,0531	0,0330	0,1752	0,0853	0,1032
	cv%	57,10	58,57	55,84	37,30	45,23	36,71
Klon 19	1	0,1210	0,0800	0,0410	0,8044	0,3358	0,4686
	2	0,3812	0,3178	0,0692	2,5993	1,1397	1,4596
	3	0,1880	0,0891	0,0989	1,0813	0,3978	0,6835
	4	0,1096	0,0758	0,0338	1,2983	0,9239	0,3744
	5	0,3998	0,2278	0,1720	2,8621	1,1982	1,6639
	\bar{x}	0,2399	0,1581	0,0830	1,7291	0,7991	0,9300
	s	0,1260	0,0980	0,0501	0,8368	0,3651	0,5294
	cv%	52,51	61,97	60,37	48,40	45,69	56,93

Tab. 77: Standorteinfluß auf die Biomasse für einjährige Rosettenpflanzen.

Angaben in g TG. \bar{x} = Mittelwert, s = Standardabweichung, cv (%) = relative Standardabweichung.

	Pflanze Nr.	Standort FS			Standort TS		
		Gesamt- pflanze	Wurzel	Blätter	Gesamt- pflanze	Wurzel	Blätter
Klon 3	1	2,414	1,665	3,115	5,139	4,182	5,709
	2	1,922	0,590	2,817	5,242	3,739	6,237
	3	5,541	4,490	6,025	3,725	3,193	4,326
	4	2,763	3,128	2,060	8,230	5,040	9,495
	5	1,883	1,003	2,315	5,663	4,343	6,535
	\bar{x}	2,905	2,175	3,266	5,600	4,099	6,460
	s	1,358	1,443	1,428	1,468	0,617	1,696
	cv%	46,75	66,35	43,72	26,22	15,04	26,26
Klon 10	1	1,400	1,469	1,209	3,944	4,140	1,797
	2	2,256	4,350	0,376	4,492	1,538	3,719
	3	1,999	1,928	1,152	5,296	6,653	0,674
	4	2,195	1,967	1,389	5,151	3,296	3,775
	5			1,314	4,421	3,669	2,512
	\bar{x}	1,963	2,428	1,088	4,661	3,859	2,496
	s	0,338	1,127	0,365	0,499	1,651	1,178
	cv%	17,23	46,39	33,59	10,70	42,77	47,20
Klon 16	1	1,698	1,778	1,614	2,539	1,627	4,869
	2	4,366	3,847	5,173	4,282	2,871	4,928
	3	3,483	3,641	3,172	5,508	4,295	3,449
	4	1,892	1,604	2,334	2,978	5,161	3,597
	5	3,325	2,966	3,866	3,086	2,102	5,703
	\bar{x}	2,953	2,767	3,232	3,678	3,211	4,509
	s	1,012	0,927	1,233	1,082	1,329	0,859
	cv%	34,27	33,52	38,14	29,41	41,39	19,04
Klon 19	1	2,402	2,161	3,173	7,215	6,319	7,914
	2	2,836	2,317	2,942	9,210	7,529	10,736
	3	4,634	3,693	5,879	9,668	6,723	11,789
	4	3,240	3,253	3,304	8,963	8,245	10,189
	5	3,739	2,915	5,349	7,895	3,866	10,379
	\bar{x}	3,370	2,868	4,130	8,590	6,536	10,201
	s	0,771	0,572	1,229	0,901	1,491	1,270
	cv%	22,87	19,94	29,77	10,49	22,81	12,45

Tab. 78: Standorteinfluß auf die Gesamt- PA- Konzentration für einjährige Rosettenpflanzen.
Angaben in mg PA / g TG. \bar{x} = Mittelwert, s = Standardabweichung, cv (%) = relative Standardabweichung.

Standort FS									Standort TS								
Klon 3 Gesamtpflanze	PA Nr.	Pflanze Nr.					\bar{x}	s	PA Nr.	1	2	3	4	5	\bar{x}	s	
	1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
	2	7,4	8,6	8,0	33,1	5,6	12,8	10,3	2	2,8	12,2	19,4	12,9	15,2	12,6	5,5	
	3	12,7	28,3	37,5	30,5	15,7	25,5	9,3	3	16,6	15,1	27,2	27,4	13,9	20,3	6,0	
	4	tr	1,5	tr	tr	tr	tr	0,6	4	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	5	2,5	4,4	4,1	6,6	1,2	3,8	1,8	5	4,1	4,0	10,7	4,6	9,3	6,6	2,8	
	6	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	6	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	7	38,2	23,9	24,8	8,2	28,3	25,2	9,7	7	33,6	37,7	14,0	25,8	42,1	31,0	9,9	
	8	tr	1,9	tr	tr	1,3	tr	0,8	8	1,7	tr	tr	tr	tr	tr	0,7	
	9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	10	4,3	2,3	2,1	tr	2,1	2,2	1,4	10	2,8	2,2	2,1	1,8	3,1	2,4	0,5	
	11	tr	tr	1,2	tr	tr	tr	0,5	11	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	12	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	12	0,0	tr	tr	1,5	2,7	tr	1,1	
	13	10,4	10,6	7,1	6,2	6,1	8,3	2,0	13	10,0	7,3	6,7	8,1	4,1	7,3	1,9	
	14	tr	tr	tr	tr	1,1	tr	0,4	14	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	15	tr	2,0	tr	1,9	tr	tr	0,9	15	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	17	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	0,0	17	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	18	21,4	15,5	13,6	12,0	38,6	20,7	9,7	18	24,6	18,1	13,7	14,8	6,3	15,7	6,0	
	19	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	19	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	20	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	20	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	22	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	22	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	24	0,0	tr	0,0	0,0	tr	tr	0,0	24	tr	tr	0,0	tr	0,0	tr	0,0	
	25a	3,1	1,1	1,5	1,6	tr	1,5	1,0	25a	3,8	3,4	6,1	3,3	3,4	4,1	1,1	
	26	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	26	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
			100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0			100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	

Klon 3 Wurzel	PA Nr.	Pflanze Nr.					\bar{x}	s	PA Nr.	1	2	3	4	5	\bar{x}	s	
	1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
	2	22,0	42,3	20,8	42,5	32,1	32,4	9,4	2	9,1	42,4	39,3	54,1	46,7	38,7	15,4	
	3	35,2	27,3	52,2	32,3	37,3	37,4	8,4	3	32,8	22,6	35,9	24,9	21,6	27,8	5,7	
	4	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	4	1,4	tr	tr	tr	tr	tr	0,6	
	5	7,4	6,4	6,3	6,3	6,6	6,7	0,4	5	9,8	10,0	1,0	tr	7,9	5,8	4,4	
	6	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	tr	0,0	6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	7	14,3	12,3	9,5	4,1	9,7	10,1	3,4	7	21,0	11,9	7,1	10,4	13,2	12,9	4,6	
	8	1,1	tr	tr	tr	1,7	tr	0,7	8	2,0	0,0	tr	tr	tr	tr	0,8	
	9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	10	3,9	tr	1,7	1,1	tr	1,4	1,4	10	3,5	1,7	2,1	2,1	2,3	2,4	0,6	
	11	tr	tr	1,9	tr	tr	tr	0,8	11	tr	tr	tr	tr	1,1	tr	0,4	
	12	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	12	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	13	8,4	tr	5,6	5,3	7,9	5,5	3,0	13	10,3	4,5	6,1	3,4	2,6	5,4	2,7	
	14	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	14	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	0,0	
	15	tr	tr	tr	2,5	tr	tr	1,0	15	1,1	1,7	1,6	tr	1,6	1,2	0,6	
	16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	17	0,0	0,0	tr	tr	0,0	tr	0,0	17	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	18	7,6	11,8	1,9	5,8	4,7	6,5	3,3	18	9,0	5,2	6,9	5,0	3,0	5,9	2,0	
	19	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	19	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	20	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	20	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	22	tr	0,0	tr	0,0	tr	tr	0,0	22	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	24	0,0	tr	0,0	0,0	tr	tr	0,0	24	tr	tr	0,0	tr	0,0	tr	0,0	
	25a	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	25a	tr	tr	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	
	26	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	26	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
			100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0			100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	

Klon 3 Blätter	PA Nr.	Pflanze Nr.					\bar{x}	s	PA Nr.	1	2	3	4	5	\bar{x}	s	
	1	tr	tr	3,5	3,7	tr	2,2	1,8	1	tr	tr	2,1	4,2	1,2	1,5	1,6	
	2	tr	3,8	31,6	23,3	11,1	19,5	11,3	2	tr	tr	2,1	4,2	1,2	1,5	1,6	
	3	1,5	28,5	31,6	23,3	11,1	19,5	11,3	3	9,4	11,9	19,1	27,8	10,3	15,9	7,0	
	4	tr	1,7	1,1	1,2	tr	tr	0,7	4	tr	1,0	tr	tr	tr	tr	0,4	
	5	tr	4,2	3,2	7,0	tr	2,9	2,7	5	tr	1,6	1,6	18,3	5,5	9,8	7,4	
	6	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	6	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	7	49,9	25,6	29,5	19,5	32,2	31,9	10,2	7	38,8	47,3	19,4	29,0	54,2	38,1	12,5	
	8	tr	2,1	1,1	1,4	1,3	1,2	0,7	8	1,5	tr	1,1	tr	tr	tr	0,7	
	9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	10	4,5	2,6	2,2	tr	2,6	2,4	1,4	10	2,4	2,4	2,0	1,7	3,5	2,4	0,6	
	11	0,0	tr	1,0	tr	tr	tr	0,4	11	tr	tr	tr	tr	0,0	tr	0,0	
	12	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	12	0,0	tr	tr	1,8	3,9	1,2	1,6	
	13	11,4	12,1	7,5	8,2	5,7	9,1	2,4	13	9,7	8,4	7,0	9,0	4,7	7,8	1,8	
	14	tr	tr	tr	tr	1,3	tr	0,5	14	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	15	tr	2,2	tr	tr	tr	tr	0,9	15	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	17	tr	tr	tr	0,0	0,0	tr	0,0	17	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	18	28,2	16,0	17,4	29,4	45,8	27,8	10,7	18	31,1	22,9	18,9	16,9	7,6	19,7	7,7	
	19	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	19	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	20	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	20	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	22	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	22	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	24	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	24	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	25a	4,6	1,2	2,0	6,3	tr	2,9	2,3	25a	5,4	4,7	11,1	4,0	4,9	6,1	2,6	
	26	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	26	tr	tr	1,1	0,1	tr	tr	0,4	
			100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0			100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	

Tab. 79: Standorteinfluß auf das PA- Muster bei 1- jährigen Rosettenpflanzen des Klonen 3.

Angaben in % relativer PA- Gehalt. n= Anzahl Pflanzen, \bar{x} = Mittelwert, s = Standardabweichung, tr = relativer PA- Gehalt <1%.

Standort FS									Standort TS								
Klon 10 Gesamtpflanze	PA Nr.	Pflanze Nr.					\bar{x}	s	Klon 10 Gesamtpflanze	PA Nr.	Pflanze Nr.					\bar{x}	s
		1	2	3	4	5					1	2	3	4	5		
	1	tr	tr	tr	tr		tr	0,0		1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
	2	22,9	23,3	13,6	17,6		19,6	4,0		2	30,2	17,6	43,1	9,9	21,1	24,5	11,4
	3	31,3	28,7	17,4	34,4		28,4	6,4		3	19,1	38,6	19,8	11,8	27,8	23,6	9,1
	4	tr	tr	tr	tr		tr	0,0		4	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
	5	7,2	4,0	5,6	6,3		5,9	1,2		5	5,6	9,3	9,9	6,1	6,5	7,6	1,8
	6	tr	tr	tr	0,0		tr	0,0		6	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	tr	0,0
	7	11,4	17,7	32,2	16,6		19,8	7,7		7	26,0	21,2	18,4	49,0	22,7	27,6	11,0
	8	tr	tr	tr	tr		tr	0,0		8	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
Klon 10 Wurzel	9	0,0	0,0	0,0	0,0		0,0	0,0	Klon 10 Wurzel	9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	10	3,6	tr	3,0	2,4		2,3	1,4		10	2,6	2,0	3,9	4,8	tr	2,7	1,6
	11	1,6	1,1	tr	tr		tr	0,7		11	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
	12	0,0	0,0	0,0	tr		tr	0,0		12	0,0	tr	0,0	tr	0,0	tr	0,0
	13	3,6	2,8	3,4	3,0		3,2	0,4		13	1,9	2,5	tr	4,5	1,9	2,2	1,4
	14	tr	tr	tr	0,0		tr	0,0		14	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	15	2,0	tr	tr	1,3		tr	0,9		15	tr	1,6	tr	tr	1,9	tr	0,9
	16	0,0	0,0	0,0	0,0		0,0	0,0		16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	17	0,0	0,0	0,0	0,0		0,0	0,0		17	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	18	14,9	19,2	20,3	16,5		18,0	2,1		18	8,5	5,3	5,0	10,7	13,3	8,6	3,2
Klon 10 Blätter	19	0,0	0,0	0,0	0,0		0,0	0,0		19	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	20	0,0	0,0	0,0	0,0		0,0	0,0		20	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	22	tr	0,0	tr	tr		tr	0,0		22	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
	24	tr	0,0	tr	0,0		tr	0,0		24	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	tr	0,0
	25a	1,3	3,4	4,5	1,8		2,8	1,3		25a	6,1	1,9	tr	3,3	4,8	3,2	2,1
	26	0,0	0,0	0,0	0,0		0,0	0,0		26	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	tr	0,0
		100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0				100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	
Klon 10 Blätter									Klon 10 Blätter								

Tab. 80: Standorteinfluß auf das PA- Muster bei 1- jährigen Rosettenpflanzen des Klones 10.

Angaben in % relativer PA- Gehalt. n= Anzahl Pflanzen, \bar{x} = Mittelwert, s = Standardabweichung, tr = relativer PA- Gehalt <1%.

Standort FS									Standort TS								
Klon 16 Gesamtpflanze	PA Nr.	Pflanze Nr.					\bar{x}	s	PA Nr.	1	2	3	4	5	\bar{x}	s	
	1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
	2	11,5	10,1	17,0	9,7	10,1	12,2	2,8	2	6,5	10,4	19,8	10,9	13,5	12,4	4,4	4,4
	3	33,3	37,0	30,7	31,2	24,9	29,2	3,9	3	25,2	24,5	23,7	30,8	23,5	25,9	2,7	2,7
	4	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	4	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
	5	5,6	4,8	5,4	7,1	4,6	5,9	0,9	5	7,7	6,5	6,9	7,3	7,8	7,3	0,5	
	6	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	6	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
	7	23,7	26,5	20,3	14,7	36,6	25,4	7,3	7	28,6	30,1	33,8	25,8	27,5	29,6	2,7	
	8	1,0	tr	1,7	1,0	tr	tr	0,7	8	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
	9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	10	3,0	4,3	2,5	2,8	5,0	3,7	0,9	10	3,0	1,4	1,4	2,1	2,1	2,0	0,6	
	11	1,1	tr	tr	2,9	tr	tr	1,1	11	tr	tr	tr	1,2	tr	tr	tr	0,5
	12	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	12	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	0,0
	13	2,9	1,9	4,0	tr	tr	1,8	1,6	13	2,1	1,7	1,3	2,0	1,1	1,7	0,4	
	14	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	14	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
	15	2,4	3,1	1,5	3,5	2,3	2,7	0,7	15	tr	tr	tr	2,3	1,8	tr	1,0	
	16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	17	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	17	tr	tr	0,0	0,0	tr	tr	0,0	
	18	15,7	10,1	14,6	21,3	12,1	15,8	3,8	18	11,3	15,5	10,1	12,4	15,1	13,1	2,1	
	19	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	19	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	20	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	20	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	22	tr	2,2	1,3	3,2	2,2	2,0	1,1	22	1,8	tr	tr	tr	tr	tr	0,7	
	24	0,0	0,0	tr	0,0	tr	tr	0,0	24	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	
	25a	tr	tr	1,0	2,7	2,2	1,3	1,1	25a	13,8	9,8	3,2	5,3	7,5	8,0	3,7	
	26	tr	0,0	tr	0,0	tr	tr	0,0	26	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
		100,0	100,0	100,0	100,0	100,0			100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0			

Klon 16 Wurzel	PA Nr.	Pflanze Nr.					\bar{x}	s	PA Nr.	1	2	3	4	5	\bar{x}	s
	1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	1	tr	1,5	1,3	1,2	1,6	1,1	0,6
	2	19,0	14,9	23,9	15,3	18,4	19,9	3,2	2	14,1	25,7	25,9	40,4	20,7	25,6	8,7
	3	48,4	48,4	39,5	35,4	39,4	36,4	5,2	3	35,7	32,1	32,9	31,3	39,3	34,6	2,9
	4	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	4	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
	5	7,8	5,6	7,0	8,0	6,1	7,7	0,9	5	12,0	10,7	11,6	10,5	10,5	11,2	0,6
	6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	6	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	7	8,9	17,3	8,0	10,6	20,0	14,1	4,8	7	21,0	17,6	18,0	11,3	11,7	16,1	3,8
	8	1,1	tr	2,4	tr	tr	tr	1,0	8	1,2	tr	tr	tr	tr	tr	0,5
	9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	10	2,5	3,0	2,0	5,4	4,4	4,0	1,2	10	4,6	2,0	3,2	1,3	1,8	2,6	1,2
	11	2,0	tr	tr	5,6	1,0	2,3	2,1	11	2,4	2,8	tr	1,9	3,9	2,2	1,3
	12	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	12	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	13	3,2	1,2	3,2	tr	tr	1,5	1,5	13	tr	1,4	tr	tr	1,4	tr	0,7
	14	0,0	tr	tr	0,0	tr	tr	0,0	14	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0
	15	4,5	3,5	2,1	6,8	4,2	4,9	1,5	15	2,3	1,6	2,7	tr	3,1	2,0	1,1
	16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	17	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	17	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	18	2,7	3,4	9,9	6,6	3,5	5,9	2,7	18	3,4	3,3	2,7	1,5	3,0	2,8	0,7
	19	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	19	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	20	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	20	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	22	tr	2,7	1,9	6,2	3,0	3,4	2,0	22	3,3	1,2	1,7	tr	3,0	1,8	1,2
	24	0,0	0,0	tr	0,0	tr	tr	0,0	24	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	tr	0,0
	25a	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	tr	0,0	25a	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0
	26	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	26	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
		100,0	100,0	100,0	100,0	100,0			100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0		

Klon 16 Blätter	PA Nr.	Pflanze Nr.					\bar{x}	s	PA Nr.	1	2	3	4	5	\bar{x}	s	
	1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
	2	2,7	4,4	1,6	3,7	tr	2,5	1,6	2	6,4	2,2	2,8	6,6	9,0	5,5	2,5	
	3	15,5	23,4	10,5	26,7	7,1	17,0	7,4	3	22,2	14,7	19,5	26,7	19,3	20,7	3,9	
	4	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	4	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	5	3,0	3,7	1,8	6,1	2,7	3,5	1,5	5	5,4	4,2	5,4	5,9	4,8	5,2	0,6	
	6	tr	tr	1,3	tr	tr	tr	0,5	6	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	7	40,1	36,7	47,4	19,1	54,3	40,3	11,9	7	32,7	35,1	31,3	31,1	44,6	35,3	5,0	
	8	1,0	tr	tr	2,1	tr	tr	0,8	8	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	10	3,5	5,6	3,7	tr	5,4	3,7	2,0	10	1,3	1,1	2,1	2,2	1,4	1,6	0,5	
	11	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	11	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	0,0	
	12	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	12	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	0,0	
	13	2,5	2,8	5,6	tr	3,0	2,8	1,8	13	1,7	2,1	3,1	2,2	1,6	2,1	0,5	
	14	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	14	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	0,0	
	15	tr	2,7	tr	tr	tr	tr	1,1	15	tr	1,1	tr	1,9	tr	tr	0,8	
	16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	16	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	17	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	17	tr	tr	tr	0,0	0,0	tr	0,0	
	18	30,1	17,6	24,9	36,7	21,6	26,7	6,7	18	18,2	25,7	14,7	16,0	14,2	17,9	4,2	
	19	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	19	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	20	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	20	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
	22	tr	1,7	tr	tr	1,2	tr	0,7	22	tr	tr	1,1	tr	tr	tr	0,4	
	24	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	24	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
	25a	1,6	1,4	3,2	5,5	4,7	3,4	1,6	25a	12,1	13,9	20,0	7,4	4,7	11,7	5,3	
	26	tr	0,0	tr	0,0	tr	tr	0,0	26	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	
		100,0	100,0	100,0	100,0	100,0			100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0			

Tab. 81: Standorteinfluß auf das PA- Muster bei 1- jährigen Rosettenpflanzen des Klonen 16.

Angaben in % relativer PA- Gehalt. n = Anzahl Pflanzen, \bar{x} = Mittelwert, s = Standardabweichung, tr = relativer PA- Gehalt <1%.

Standort FS									Standort TS								
Klon 19 Gesamtpflanze	PA Nr.	Pflanze Nr.						s	Klon 19 Gesamtpflanze	PA Nr.	Pflanze Nr.						s
		1	2	3	4	5	\bar{x}				1	2	3	4	5	\bar{x}	
	1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0		1	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
	2	20,8	15,0	19,7	43,2	27,5	25,7	9,8		2	22,0	17,9	13,0	27,3	11,6	18,5	5,8
	3	18,8	17,4	16,0	18,0	16,6	17,6	1,0		3	8,4	7,7	5,7	19,7	14,1	11,2	5,1
	4	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0		4	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
	5	5,1	4,1	5,0	6,1	4,4	5,0	0,7		5	5,9	3,8	4,3	8,1	5,3	5,5	1,5
	6	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0		6	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
	7	23,8	36,9	31,9	18,7	24,5	27,6	6,4		7	45,1	49,9	56,8	27,1	41,9	44,4	9,9
	8	1,3	tr	tr	tr	tr	tr	0,5		8	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
Klon 19 Wurzel	9	0,0	0,0	tr	0,0	tr	tr	0,0	Klon 19 Wurzel	9	tr	tr	tr	1,1	1,2	tr	0,6
	10	3,3	3,7	3,4	4,8	1,7	3,4	1,0		10	4,2	2,8	4,5	2,8	2,4	3,3	0,8
	11	tr	1,5	tr	tr	2,2	tr	0,9		11	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
	12	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		12	0,0	tr	0,0	tr	tr	tr	0,0
	13	2,4	1,9	2,5	tr	1,0	1,6	0,9		13	1,5	2,1	1,6	1,6	3,2	2,0	0,7
	14	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0		14	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
	15	1,1	tr	tr	tr	1,2	tr	0,6		15	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
	16	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0		16	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
	17	tr	tr	tr	0,0	0,0	tr	0,0		17	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
	18	19,2	15,8	18,1	6,0	15,9	15,3	4,7		18	11,8	11,8	10,5	9,9	15,8	12,0	2,0
Klon 19 Blätter	19	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0		19	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
	20	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0		20	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
	22	1,0	tr	tr	tr	tr	tr	0,4		22	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
	24	1,8	1,9	2,1	3,2	3,2	2,5	0,6		24	1,2	1,1	1,1	1,2	1,0	1,1	0,1
	25a	1,4	1,7	1,4	tr	1,9	1,3	0,7		25a	tr	3,1	2,5	1,2	3,3	2,0	1,2
	26	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0		26	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0
		100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0				100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	
Klon 19 Blätter									Klon 19 Blätter								

Tab. 82: Standorteinfluß auf das PA- Muster bei 1- jährigen Rosettenpflanzen des Klonen 19.

Angaben in % relativer PA- Gehalt. \bar{x} = Mittelwert, s= Standardabweichung, tr = relativer PA- Gehalt <1%.

Pflanze Nr.	Rosetten- durchmesser [cm]	Blattzahl
1	10	21,00
2	15	9
3	14	28
4	16	11
5	11	16
6	14	27
7	7	28
8	12	40
9	12	50
10	11	23
11	12	31
12	12	41
13	8	32
14	11	23
15	15	7
\bar{x}	12,00	25,80
s	2,45	11,79
cv [%]	20,42	45,70

Tab. 83: Morphologische Variabilität der In- vitro- Kulturen. \bar{x} = Mittelwert, s = Standardabweichung, cv [%] = relative Standardabweichung.

Pflanze Nr.	Gesamt- PA- Konzentration [mg/g TG]			Biomasse [g TG]		
	Gesamt- pflanze	Wurzel	Blätter	Gesamt- pflanze	Wurzel	Blätter
1	0,22	0,21	0,22	0,18	0,02	0,16
2	0,49	0,63	0,46	0,20	0,03	0,17
3	0,51	1,88	0,17	0,27	0,05	0,22
4	0,45	0,57	0,43	0,19	0,03	0,15
5	0,11	0,29	0,08	0,11	0,01	0,09
6	0,13	0,28	0,11	0,25	0,04	0,21
7	0,74	0,29	0,89	0,22	0,05	0,17
8	0,32	0,73	0,22	0,25	0,04	0,21
9	0,48	1,98	0,13	0,28	0,05	0,23
10	0,39	0,46	0,38	0,16	0,03	0,13
11	0,35	1,41	0,07	0,30	0,06	0,24
12	0,54	0,96	0,46	0,30	0,05	0,25
13	0,70	0,56	0,74	0,13	0,03	0,10
14	0,48	0,58	0,47	0,14	0,02	0,12
15	0,86	0,94	0,82	0,14	0,03	0,11
\bar{x}	0,45	0,78	0,38	0,06	0,01	0,05
s	0,21	0,54	0,26	0,21	0,04	0,17
cv [%]	45,42	69,21	69,71	30,34	39,87	29,40

Tab. 84: In-vitro-Variabilität der PA- Konzentration und Biomasse bei Klon 10.
 \bar{x} = Mittelwert, s = Standardabweichung, cv [%] = relative Standardabweichung.

PA Nr.	Klon									
	3		10		16		19		10 in-vitro	
	x	s	x	s	x	s	x	s	x	s
1	tr	0,0	tr	0,0	tr	0,0	tr	tr	tr	tr
2	5,2	2,1	20,9	8,1	10,1	7,4	11,6	7,1	43,1	10,0
3	25,5	9,2	22,5	7,4	22,5	10,4	8,3	3,3	24,9	7,1
4	tr	tr	tr	0,0	tr	0,0	tr	0,0	0,0	0,0
5	3,7	0,9	4,7	0,9	4,9	1,3	3,7	1,0	6,5	1,0
6	tr	0,0	tr	0,0	tr	0,0	tr	0,0	tr	tr
7	19,1	5,2	10,9	5,1	17,6	6,8	25,6	5,8	18,2	12,1
8	1,9	0,6	1,4	1,1	1,5	1,6	tr	tr	0,0	0,0
9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,2	1,2	0,0	0,0
10	3,1	0,9	1,9	0,9	5,6	4,6	4,8	1,8	2,1	2,3
11	tr	tr	1,5	1,0	1,0	1,1	tr	tr	1,8	1,4
12	tr	tr	tr	0,0	tr	0,0	tr	0,0	tr	tr
13	3,9	1,9	tr	0,0	tr	tr	1,0	1,1	tr	tr
14	tr	0,0	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	0,0	0,0
15	tr	tr	tr	0,0	3,1	2,9	tr	tr	tr	tr
16	tr	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	0,0	0,0	0,0
18	32,0	10,2	32,2	10,0	30,6	10,1	35,0	10,6	3,5	1,9
22	tr	0,0	tr	0,0	3,1	1,7	tr	tr	0,0	0,0
24	tr	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	6,6	2,9	0,0	0,0
25a	5,6	3,4	4,1	3,8	tr	tr	1,1	1,8	tr	tr
26	tr	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	tr	tr	0,0	0,0
	100		100		100		100		100	

Tab. 85: PA-Muster der für die Korrelationsanalyse verwendeten Klone (Rosettenpflanzen).

Angaben in % relativer PA- Gehalt. \bar{x} = Mittelwert, s= Standardabweichung, tr = relativer PA-Gehalt <1%.

Gesamte Pflanze	PA Nr.	Pflanze Nr.															\bar{x}	s
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15		
	1	0,0	1,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	tr
Wurzel	2	30,3	27,3	43,6	19,0	52,3	51,2	40,3	48,2	53,8	49,1	49,5	44,9	51,2	42,0	35,1	43,1	10,0
	3	31,7	17,5	19,1	7,3	20,1	21,3	30,5	25,8	28,2	24,6	31,1	25,2	31,0	36,0	18,9	24,9	7,1
	5	7,4	5,7	6,1	3,8	7,1	6,6	7,1	6,9	6,5	7,3	6,9	7,5	5,5	6,2	5,1	6,5	1,0
	6	0,0	0,0	1,3	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	tr
	7	18,9	32,3	21,9	51,7	20,5	19,4	13,8	16,8	4,6	10,9	8,0	11,1	4,9	6,0	29,5	18,2	12,1
	10	2,7	5,3	2,4	8,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,6	2,1	3,4	0,0	1,8	3,5	2,1	2,3
	11	2,5	3,1	1,8	1,1	0,0	1,4	2,2	0,0	4,2	1,3	0,0	2,5	4,0	2,4	0,0	1,8	1,4
	12	0,0	0,0	0,0	2,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	tr
	13	0,0	1,5	1,3	3,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,2	tr	tr
	15	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	tr
	18	6,6	5,9	2,5	3,3	0,0	0,0	2,7	2,3	2,7	3,8	2,4	5,5	3,4	5,6	4,6	3,5	1,9
	25a	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,4	0,0	0,0	0,0	0,0	1,1	tr	tr
		100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	
Blätter	PA Nr.	Pflanze Nr.															\bar{x}	s
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15		
	1	tr	1,4	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
	2	47,7	61,1	58,2	64,0	85,1	70,7	72,8	61,7	61,2	70,4	55,3	63,4	74,4	68,0	70,6	66,0	8,7
	3	16,4	16,4	23,3	14,6	5,2	14,1	15,4	25,5	26,9	16,2	32,3	18,1	13,7	18,1	17,2	18,3	6,3
	5	9,1	7,6	7,5	9,2	9,7	7,2	9,2	8,4	6,6	7,6	7,0	7,1	7,4	7,9	6,3	7,9	1,0
	6	0,0	0,0	1,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,8	0,0	0,0	tr	0,0	tr	tr
	7	10,7	5,4	5,6	5,4	tr	3,7	0,0	3,0	2,1	tr	2,1	1,8	tr	tr	3,1	2,9	2,9
	10	0,0	0,0	tr	2,1	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	1,7	6,8	0,0	4,4	0,0	1,0	2,0
	11	tr	6,5	2,5	4,7	0,0	4,3	2,5	1,5	3,2	5,8	0,0	0,0	4,5	0,0	2,8	2,6	2,2
	13	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	15	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	tr	tr
	18	16,0	tr	1,2	tr	0,0	tr	0,0	tr	tr	tr	1,0	2,7	tr	0,0	tr	1,4	4,0
	25a	tr	1,7	tr	tr	0,0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	0,0	1,6	0,0	tr	tr
		100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	

Tab. 86: In-vitro-Variabilität der PA- Muster bei Klon 10.

Angaben in % relativer PA- Gehalt. \bar{x} = Mittelwert, s = Standardabweichung, cv [%] = relative Standardabweichung, tr = relativer PA- Gehalt <1%.

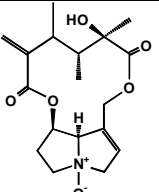
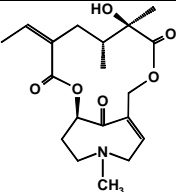
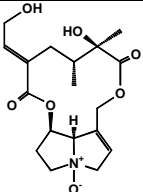
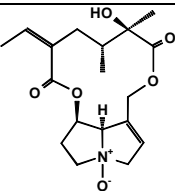
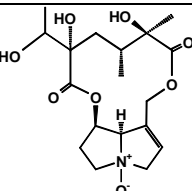
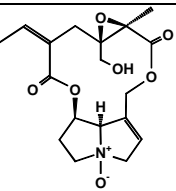
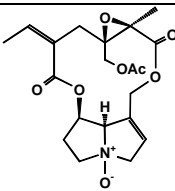
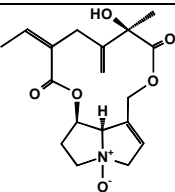
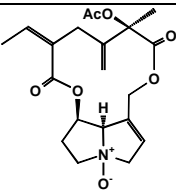
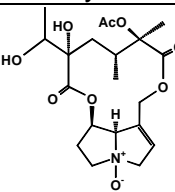
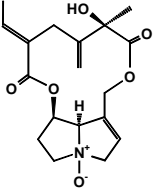
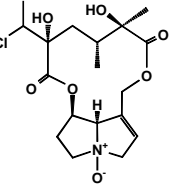
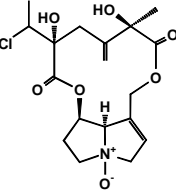
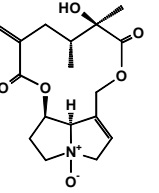
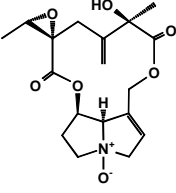
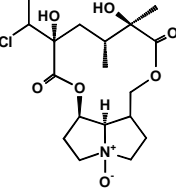
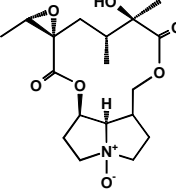
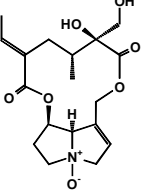
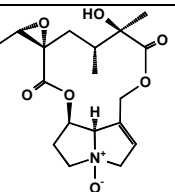
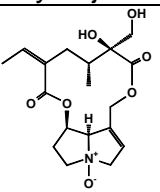
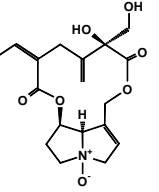
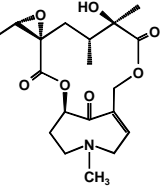
		?	
1. Senecivernin	9. Senkirkin	17. PA -III	25a° . Eruciflorin
			
2. Senecionin	10. Jacolin	18. Erucifolin	25b. Acetylerucifolin
		?	
3. Seneciphyllin	11. Ac-Seneciphyllin	19. PA -IV	26. Acetyljacolin
			?
4. Spartioidin	12. Jaconin	20. Dehydrojaconin	27. PA -VI
			?
5. Integerrimin	13. Jacozin	21. Dihydrojaconin	28. PA -VII
?			
6. PA-I:	14. Dihydrojacobin	22. Usaramin	
		?	
7. Jacobin	15. Retrorsin	23. PA -V	
	?		
8. Riddelliin	16. PA -II	24. Otosenin	

Abb. 101: Strukturformel der nachgewiesenen PAs. ?= Strukturformel unbekannt